Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der afrikanischen Arten von Helichrysum Adans.

Von

Walter Moeser

Berlin.

Mit 1 Figur im Text.

(Arbeit aus dem Laboratorium des Kgl. Bot. Gartens und Museums zu Dahlem.)

Einleitung.

Die zahlreichen in den letzten Jahrzehnten aus Süd- und Ostafrika neu beschriebenen Arten der Gattung *Helichrysum* machten eine Neubearbeitung und Zusammenstellung der afrikanischen Spezies wünschenswert, zumal eine das ganze Afrika berücksichtigende Arbeit bisher fehlte. Da es an durchgreifenden Merkmalen, die eine Gliederung in höhere systematische Einheiten gestatteten, fehlt, so galt es, natürliche Gruppen zu bilden und deren Verbreitung festzustellen. Es wurden daher von mir die afrikanischen Arten in 40 engere Verwandtschaftskreise eingeteilt, innerhalb deren die Organisation der Köpfe und die vegetativen Verhältnisse als konstant bezeichnet werden können. Die Gruppen sind von recht verschiedenem Umfange, stehen aber der Mehrzahl nach in sehr engen verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander. Demgegenüber ist es überraschend, wie sehr sie hinsichtlich sekundärer Merkmale verschieden sein können. Es zeigt sich nun, daß nicht nur die Vegetationsorgane, entsprechend den mannigfachen Bedingungen, welche die reiche Gliederung der Gebirge darbietet, sich verschieden gestalten, sondern daß auch die Ausbildung der Hülle und die Gestaltung des Blütenstandes mit den Bedingungen sich ändern. Alle diese Verhältnisse gestatteten die Aufstellung von Progressionen in der Entwicklung und gaben einen Einblick in die Entwicklung der über ganz Afrika und die Nachbargebiete verbreiteten Gattung.

Die vorliegende Arbeit bezieht sich auf die Arten des afrikanischen Festlandes mit Ausnahme einiger mediterraner an der Nordküste. Die zu Afrika gerechneten Inselfloren erwiesen sich als mehr oder weniger ab-

geschlossen und fanden daher nur soweit Berücksichtigung, als sie Beziehungen zu Afrika selbst aufweisen konnten. Bei der Abgrenzung nahe verwandter Arten habe ich auf ihre Verbreitung Wert legen müssen. Innerhalb eines engeren Gebietes wachsende Arten, die einem polymorphen Formenkreise angehören, früher aber unterschieden wurden, sind oft in eine Art zusammengezogen worden, andere ebenfalls nur durch geringe morphologische Verschiedenheit getrennte, aber in verschiedenen, weiter von einander entfernten Gebieten einheimische oder vorherrschende, korrespondierende Arten dagegen als »Gesamtart« bezeichnet worden. Solche korrespondierenden Formen oder Varietäten treten bei weit verbreiteten Arten oder Gruppen auf, namentlich in Ostafrika einerseits und Natal und Transvaal andererseits, ebenso in Abyssinien und Angola.

Die Nomenklatur wurde nebenbei eingehend berücksichtigt. Einige Namen mußten geändert werden, da die früheren Autoren den ältesten Namen außer acht gelassen oder willkürlich geändert hatten. Mehrmals herrscht auch Unklarheit in betreff des Autors. Für neuerdings veröffentlichte Arten sind Synonyme nur dann angegeben, wenn die Originale selbst vorlagen. Im übrigen sind nur die Originalstellen zitiert.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, für die bereitwillige Überlassung der Sammlungen, ebenso allen denen, welche mir bei meinen ersten Studien mit Rat und Tat behilflich waren, meinen Dank auszusprechen. Ganz besonders will ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimen Oberregierungsrat Prof. Dr. A. ENGLER, für die Erlangung auswärtigen Herbarmaterials und für die freundliche Förderung, die er mir zu teil werden ließ, auch an dieser Stelle meinen Dank abstatten.

I. Geschichte der Gattung.

Von einer Gattung *Elichrysum* hören wir zuerst bei ADANSON[1]). Der Autor gibt eine kurze Diagnose, indem er hervorhebt, daß die Involukralblätter trockenhäutig sind und die Köpfe einzeln oder zu wenigen rispig stehen, ohne indes Arten zu nennen. Demnach scheint sich sein Gattungs-

1) Fam. Plant. II (1763) p. 122.

Die Formen *Elichrysum* und *Helichrysum* sind wohl als gleichberechtigt anzusehen, zumal auch im Griechischen der Spiritus öfter wechselt, z. B. ἕλιξ und ἑλίττω. Wir finden den Namen schon bei den Botanikern vor LINNÉ, welchen ihn von DIOSKORIDES, der ἑλίχρυσον und von IBYKOS, der ἑλίχρυσος schreibt, übernommen hatten. Jetzt ist die Schreibweise *Helichrysum* die gebräuchliche geworden. Die Ableitung von ἥλιος = Sonne und χρυσός = Gold, wie sie unter anderen auch HARVEY und SONDER annehmen, ist jedoch unrichtig, vielmehr ist ἑλ (oder ἐλ) als Stamm des Verbs ἑλίττω = winden anzusehen. Auch von dem ἑλιόχρυσον des Theophrastus wird berichtet, daß es zum Winden von Kränzen benutzt wurde.

egriff etwa mit dem Willdenows[1]) zu decken, welcher auch dieselbe chreibweise des Namens beibehält. Dieser trennte die von Linné[3]) irrümlich zu *Xeranthemum* gestellten Arten unserer Gattung (inkl. *Helipterum* DC.) ab. Erst Lessing[2]) begrenzt die Gattung im heutigen Sinne, ndem er zahlreiche noch von Linné[3]), Bergius[4]), Willdenow[1]) und Thunerg[5]) unter *Gnaphalium* aufgeführte Arten mit in die Gattung einbezieht. Den Hauptgesichtspunkt bei dieser Änderung lieferten die Verhältnisse der Geschlechtsverteilung. Da in der Folgezeit die Erforschung der Kapflora beträchtliche Fortschritte machte, wurden zahlreiche neue Arten bekannt, die De Candolle[6]) selbst veröffentlichte. Dieser stellte für Südafrika einchließlich des Klein-Namalandes bereits 270 Spezies auf, während Lessing nur 64 kannte. Diese 270 Arten sind jedoch später von Harvey und Sonder[7]) in der ausgezeichneten Flora Capensis, die etwa das gleiche Gebiet, wie es De Candolle zur Bearbeitung vorlag, berücksichtigt, auf 137 beschränkt worden. Ihre Artbegrenzung muß im allgemeinen auch jetzt anerkannt werden.

Aus dem übrigen Afrika war bis dahin verhältnismäßig nur wenig von unserer Gattung bekannt geworden. Schon 1775 hatte Forskål[8]) auf seiner Reise durch Südarabien einige Arten entdeckt und veröffentlicht, doch erst 1847 erschien eine größere Zusammenstellung von A. Richard[9]), worin für das abyssinische und das Gallahochland, um dessen gründliche Erforschung sich namentlich Schimper verdient gemacht hat, 14 neue Arten nachgewiesen wurden. Unterdessen machte auch die Erforschung des tropischen Afrika langsame Fortschritte, deren Ergebnisse von Oliver und Hiern[10]) niedergelegt wurden. Diese geben für das tropische Afrika und Abyssinien 23 Arten an. Die genauere Bekanntschaft mit der tropischen Pflanzenwelt und besonders der tropischen Hochgebirge, wo unsere Gattung gerade am reichsten vertreten ist, blieb aber erst der neueren und neuesten Zeit vorbehalten und es stieg daher die Zahl der Arten sehr bald. Als zusammenfassende Arbeiten sind hervorzuheben die von A. Engler[11]) und O. Hoffmann[12]) für Ostafrika und Hierns[13]) Bearbeitung der Welwitschschen

1) Spec. Plant. (1804).
2) Synopsis Comp. (1832).
3) Spec. Plant. (1753).
4) Plant. Cap. (1767).
5) Prodromus (1794—1800). — Flora Cap. (1823).
6) Prodromus VI (1837).
7) Flora Cap. III (1864—65).
8) Flora Arabica (1775).
9) Tentamen Flor. Abyss. I (1847).
10) Flora of tropical Africa (1877).
11) Hochgebirgsflora des tropischen Afrika (1892).
12) In Engler, Pflanzenwelt Ostafrikas C (1895) p. 410.
13) Katalogue of Welwitschs African Plants III (1898).

Pflanzen aus Angola. Auch KLATT[1]) hat aus dem tropischen Angola mehrere interessante Arten, die die v. MECHOWsche Expedition auffand, beschrieben. Die neuere Literatur ist hauptsächlich in ENGLERS Botanischen Jahrbüchern, im Kew Bulletin, im Bulletin de l'Herbier Boissier, im Journal of Botany und im Journal of Linnean Society niedergelegt. Die reichsten Beiträge lieferte SPENCER LE MOORE, der allein gegen 30 Arten für Süd- und Ostafrika neu aufstellte. Daß auch aus Südafrika noch neue Arten zu erwarten sind, zeigt die jüngste Veröffentlichung von BOLUS[2]), die 17 neue Arten enthält.

Es sind mir leider nicht alle veröffentlichten Arten zugänglich gewesen. Diese konnten daher nur nach der Diagnose in die Gruppen eingeordnet werden. Ich hoffe jedoch bei einer späteren, umfangreicheren Arbeit, die ich beabsichtige, auch die mir jetzt noch unbekannten Arten selbst untersuchen zu können. Die Zahl der afrikanischen Arten, welche mir zur Untersuchung vorlagen, beläuft sich auf 210, wovon ein Drittel auf das tropische Afrika entfällt.

II. Die morphologischen Merkmale und ihre Bedeutung für die Gruppenbildung innerhalb der Gattung.

A. Wurzel.

Das Wurzelsystem der einjährigen Arten, die besonders im südwestlichen Kapland und im extratropischen Südwestafrika verbreitet sind, ist ein sehr einfaches. Eine einfache, wenig verzweigte Pfahlwurzel geht oft tief in den Boden hinab. Bei den Halbsträuchern, die sich ebenfalls auf dem sterilen Sand- und Lateritboden des südwestlichen Kaplands und Südwestafrikas entwickelt haben, z. B. den *Imbricata*, *Praecincta* und *Leptolepidea* ist dagegen das Wurzelsystem schon reich gegliedert und übertrifft oft die vegetativen Organe an Masse. Die dünnen, oft $^1/_2$ m langen Sekundärwurzeln durchziehen wagerecht in großer Anzahl das lockere Erdreich, gleich gut zur Befestigung wie zur Aufnahme des periodischen Regens geeignet. Dagegen besitzen die auf Humusboden zur Entwicklung gelangten *Plantaginea*, welche im tropischen und subtropischen Afrika und in den Gebirgen verbreitet sind, büschelige, fleischig-faserige Sekundärwurzeln.

B. Stamm.

Unterirdische Stammentwicklung tritt uns in den wagerecht den Boden weit durchkriechenden, oft mit braunen, schuppigen Niederblättern dicht besetzten Rhizomen der *Lepidorhiza* in typischer Weise entgegen. Sie werden oft fingerdick und sind unerläßliche Nahrungsspeicher, da es gilt

1) Annalen des k. k. naturhistorischen Hofmuseums VII. Wien 1892.

2) Transactions of the South African Philosophical Society Vol. XVIII. part II (1907).

nach dem Steppenbrande in kurzer Zeit blütentragende Stengel hervorsprießen zu lassen. Der oberirdische Stamm zeigt in den meisten Fällen eine starke Verholzungstendenz, — bei nahe verwandten Spezies oft in verschiedenem Grade — und man kann alle Übergänge von nur am Grunde verholzten Stauden bis zu Halbsträuchern, Sträuchern, ja bis zu Formen mit baumförmigem Hauptstamm, wie *H. abietinum* O. Hoffm. und *H. densiflorum* Oliv. verfolgen. Bei zwei xerophilen Spezies des abyssinischen Hochlandes führt die starke Verholzung seitlicher Auszweigungen zur Dornbildung. Dies sind die verschiedenen Verwandtschaftskreisen angehörigen *H. abyssinicum* Sch. Bip. und *H. citrispinum* Del. Einige Stauden mit schwachem Hauptstamm klettern als echte Spreizklimmer an den lichten Stellen des Gebirgsgürtelwaldes in Ostafrika und Abyssinien hoch in die Gebüsche. *H. Schimperi* (Sch. Bip.) Moeser wächst nach Schimper in Abyssinien nur in Gebüschen auf und ist selten prostrat. Dagegen findet sich anscheinend nur kletternd *H. sarmentosum* O. Hoffm. und *H. maranguense* O. Hoffm. am Kilimandscharo, letzteres auch am Ruwenzori. Im Gegensatze hierzu bilden die echt prostraten Arten zahlreiche dünne, am Boden liegende, gleichmäßig beblätterte Zweige. Hierhin gehören vor allem *H. paronychioides* DC. und *H. stoloniferum* Thbg. Selten sind die dem Boden angepreßten Äste, wie bei *H. caespititium* Sond., außerdem noch wurzelnd. Der rosettig-rasenförmige Wuchs findet sich ebenfalls nicht häufig und immer bei Felsen und Felsritzen bewohnenden Arten mit schaftförmigem Hauptstamm. Bei *H. tillandsiifolium* O. Hoffm. kommt er dadurch zustande, daß der vielköpfige Wurzelstock zahlreiche, rosettenförmige Laubsprosse treibt. Bei *H. Meyeri Johannis* Engl., dem diesen entsprechenden *H. album* N. E. Br. aus den Drakenbergen von Natal und *H. nanum* Klatt wird jedoch der Rasenwuchs durch Ausläufer bewirkt, die an ihrem Ende eine neue Rosette bilden. Ein rasenartiger Wuchs ganz anderer Art findet sich bei den auf hohen Gebirgen bis an die Vegetationsgrenze gehenden Arten und ist lediglich der durch die ökologischen Bedingungen in hohen Regionen bedingte Zwergwuchs. Treffende Beispiele hierfür sind *H. Newii* Oliv. et Hiern und *H. Hoehnelii* Swf., welche z. B. am Kilimandscharo bis zur Höhe von 4800 m aufsteigen, und *H. Sutherlandi* Harv., das in den Drakenbergen von Natal und Ost-Griqualand ein vertikales Areal von 800—3000 m bewohnt.

C. Blätter.

Die Stengel sind entweder bis zum Blütenstand gleichmäßig beblättert, indem die Blattspreiten nach oben allmählich an Größe abnehmen, oder es tritt mehr oder weniger deutlich am Grunde des Stengels eine Rosette hervor. Im letzteren Falle können die Stengelblätter bis zu Schuppen reduziert sein. Diese beiden Modifikationen treten in vielen Gruppen neben einander auf und sind natürlich nicht scharf von einander zu trennen.

Selten ist der einköpfige, stengelartig lange Pedunculus von oben bis unten mit gleich großen, dem Stengel angepreßten, dachziegeligen Blättern bedeckt (*H. sesamoides* (L.) Willd., *H. humile* Andr. und einige madagassische Arten). Für die *Plantaginea* mit ihren langgestielten Grundblättern ist die hervortretende Blattrosette geradezu charakteristisch; ebenso für die *Lepidorhiza*, wo oft nur, wie bei *H. Mechowianum* Klatt, ein einziges den Stengel weit überragendes Grundblatt vorhanden ist. Einige Felsenpflanzen Südostafrikas haben einen durchaus charakteristischen Rasenwuchs, der lebhaft an die Rosettenpflanzen unserer Alpen aus den verschiedensten Familien erinnert. Hier wären zu erwähnen das an eine *Saxifraga* habituell erinnernde *H. sessile* DC., ferner *H. Thodei* Moeser und die oben erwähnten *H. nanum* Klatt und *H. album* N. E. Br.

Letzteres ist auch durch seinen eigentümlichen Wuchs sehr bemerkenswert. Die Blätter stehen nämlich nicht in einer einfachen Rosette, sondern bilden gleichsam zahlreiche, dicht zusammengerückte Rosetten über einander, die erst nach oben in den klein- und entfernt beblätterten, einköpfigen, kurzen Pedunculus übergehen. Diese Art geht nach N. E. Brown bis an die Schneelinie, und der exponierte Standort macht die starke Zusammenrückung der Blätter begreiflich.

Da der Charakter der Gattung im ganzen xerophil ist, so sind kleine, meist linealische bis längliche Blätter sehr verbreitet. Sehr häufig sind sie als Rollblätter ausgebildet. Mit solchen sind Arten der verschiedensten Formationen und in den verschiedensten Klimaten wachsende ausgestattet. Rollblätter haben nicht nur die auf den moorigen Hochplateaus (*H. Stuhlmanni* O. Hoffm.), den Mooren (*H. brunioides* Moeser), den Felshängen (*H. argyranthum* O. Hoffm.) und den Sumpfwiesen (*H. helothamnus* Moeser) Ostafrikas entwickelten Arten, sondern die zumeist Kalkboden bevorzugenden *Paniculata* Südafrikas und die lichtbuschige Sandflächen bewohnenden kleinen Sträuchlein des südwestlichen Kaplandes (*Praecincta*, *H. teretifolium* (L.) Less. u. a.).

Im Gegensatze hierzu haben die Formen der hygrophilen Formationen, namentlich in den regenreichen Gebirgen von Ostafrika eine große, flache Spreite, an der sehr häufig die Tendenz zu einer Stielbildung hervortritt (*H. Guilelmi* Engl., *H. Goetzeanum* O. Hoffm. u. a.). Langgestielte Grundblätter mit bogigen Nerven haben die schon erwähnten *Plantaginea*. Ebenfalls gestielte, eiförmige, tief herzförmig ausgerandete Blätter besitzen die *Populifolia* und das schattenliebende *H. petiolatum* DC.

Am Stengel flügelartig herablaufende Blätter haben die *Decurrentia*, *H. Cooperi* Harv., *H. nudifolium* (L.) Less. var. *quinquenerve* (Less.) Moeser und *H. biafranum* Hook. f. Es wäre noch einiges über die Nervatur zu sagen. Sie ist nicht überall gleich und je nach Form und Größe der Spreite mehr oder weniger hervortretend. Eine deutlich netzförmige Nervatur mit am Rande schlingenläufig verbundenen Nerven besitzen z. B.

H. homilochrysum S. Moore, *H. bullulatum* S. Moore und *H. congolanum* Schltr. et O. Hoffm. Besonders deutlich ist die Schlingenläufigkeit bei *H. Schlechteri* Bolus. Randläufig und fußnervig sind die Nerven der *Populifolia*. Die schmalen linealischen Blätter lassen nur die meist parallel den Rändern verlaufenden Hauptadern erkennen (*H. trilineatum* DC.).

Schließlich sei noch auf die merkwürdige Heterophyllie bei *H. ericoides* Pers., wohl der seltsamsten Art der Gattung, die die Karroo beherbergt, hingewiesen. Die stielrunden, kräftigen Hauptstengel haben dicht anliegende, flache, dreieckige Blätter, während die zahlreichen, am Ende ein Köpfchen tragenden Ästchen von kleinen, fleischigen, elliptischen, schuppigen Blättern dicht besetzt sind.

An Blättern und Stengeln finden sich ganz allgemein folgende Trichombildungen verbreitet:

1. Kurze Drüsenhaare mit einreihigem, aus 3—4 Zellen bestehendem Stiel und zweizelligem Köpfchen.
2. Größere Drüsenzotten mit vielzelligem, aus zwei Zellreihen bestehendem Stiel.
3. Unverzweigte Wollhaare von zweierlei Hauptgestalt.

Die eine Form dieser Wollhaare wird aus ziemlich dickwandigen Zellen gebildet und findet sich in typischer Ausbildung z. B. bei *H. citrispinum* Del. Sie werden hier gewöhnlich von drei Zellen gebildet; die untere derselben ist flach, während die zweite die Form einer Sanduhr hat; auf dieser sitzt oben die das eigentliche Wollhaar bildende Zelle. Sie verschmälert sich aus halbkugligem Grunde plötzlich in den in der Länge wechselnden Haarteil, welcher ein sehr enges, oft stellenweise ganz verschwindendes Lumen, aber keine Querwände besitzt. Am Ende ist diese Zelle meist etwas abgestumpft. Dieser Haarteil ist mitunter, besonders auf der Unterseite von Rollblättern, sehr kurz, meist aber außerordentlich verlängert. Übrigens ist der untere Teil dieser Wollhaare nicht immer und bei allen Arten 3-zellig, meist besteht es aus mehr Zellen. Die Haarzelle selbst ist stets tot, während die anderen Inhalt führen. Die zweite Form der Wollhaare besteht aus dünnwandigen Zellen. Der untere Teil ist lang kegelförmig und aus einer Zellreihe von etwa 4—10 oder mehr Zellen aufgebaut. Die Endzelle ist viel dünner als bei der vorigen Form und sehr dünnwandig. Die vorletzte Zelle erinnert durch ihre Form an die entsprechende sanduhrförmige der dickwandigen Wollhaare. Sie ist am Ende etwas erweitert. Durch diese Form der Wollhaare, wie sie z. B. bei *H. nitens* Oliv. et Hiern vorherrscht, wird ein sehr feiner Wollfilz erzeugt, der durch das gewebeartige Verschlingen der Haare einen seidigen Charakter annimmt. Beide Formen der Wollhaare sind übrigens nicht scharf zu trennen, sondern man findet Übergangsformen. Sie finden sich entweder beide durcheinander auf denselben Blättern, oder eine ist die vorherrschende. Ebenso wie die Wollhaare gehen auch die beiden Formen

der Drüsenhaare ineinander über. Selten finden sich die kurzen Drüsenhaare allein vor, wie aus der Blattunterseite von *H. Gerardi* Harv. Wenn die Wollhaare zurücktreten, finden sich gewöhnlich größere Drüsenzotten und kurze Kopfdrüsenhaare neben einander. Fast regelmäßig sind die kurzen Drüsenhaare auf der Unterseite von Rollblättern zwischen den Wollhaaren eingestreut. Durch die Wollhaare wird eine verschieden aussehende Bekleidung der Blätter und Stengel je nach ihrer Wachstumsweise hervorgerufen. Schlingen sie sich unregelmäßig durcheinander, so erscheint die Behaarung wollig-filzig. Wachsen sie dagegen in einer Fläche durcheinander und verweben sich dicht, so entsteht ein seidenpapierartiger, oft sehr feiner, seidig glänzender Überzug, wie wir es bei *H. velatum* Moeser, *H. coriaceum* Sonder, *H. obductum* Bolus, *H. Keilii* Moeser, *H. leimanthium* Klatt, *H. nitens* Oliv. et Hiern u. a. sehr schön beobachten können. Unter dieser Hülle können sich außerdem noch zahlreiche Drüsenzotten befinden (*H. obductum* Bolus, *H. nitens* Oliv. et Hiern). Die seidigsträhnige Behaarung wird durch sehr dicke Wollhaare mit spitzer Endzelle, die sich parallel der Hauptader des Blattes an die Blattfläche anlegen, indem sie an ihrem Grunde sich rechtwinklig umbiegen (*H. inerme* Moeser, *H. glomeratum* Klatt, *H. paniculatum* (L.) Willd.), hervorgerufen. Selten sind die Wollhaare auf den sonst kahlen Blättern vereinzelt, kurz und gerade abstehend. In dieser Weise rufen sie eine zottige Behaarung hervor (*H. striatum* Thbg.).

D. Blütenstand.

Die Anordnung der Köpfe zu einem Blütenstand ist im Prinzip immer die gleiche, und meistens haben wir es mit einer schirmrispenartigen Inflorescenz zu tun. Dieser Corymbus erhält aber eine sehr mannigfaltige Modifikation durch Zahl und Größe der Köpfchen, sowie durch die Anzahl und das Längenverhältnis der verschiedenen Achsen zu einander. Einen regelmäßigen, beblätterten Corymbus mit allmählich abnehmender Achsenlänge finden wir z. B. bei den *Imbricata* und den meisten *Plantaginea* und *Auriculata*. Gewöhnlich sind jedoch schon die letzten Achsen, die Pedunculi, köpfchen- oder scheindoldenähnlich zusammengezogen (*H. stramineum* Hiern). Häufig entsteht auch durch Verkürzung aller Achsen ein kopfartiger Blütenstand, wie bei *H. ascendens* (Thbg.) Less., *H. sphaerocephalum* Balf. fil., *H. sphaeroideum* Moeser u. a. Die so auffallenden, schirmähnlichen, dichten Blütenstände der *Densiflora*, besonders von *H. densiflorum* Oliv. und *H. umbraculigerum* Less., entstehen ebenfalls nur durch die Verkürzung der Achsen höherer Ordnung. Auch die Achsen erster Ordnung können scheindoldig zusammengezogen sein, doch ist dieses Verhalten selten konstant (*H. fruticans* [L.] Less.). Die *Polylepidea* mit reichblütigen Köpfen haben naturgemäß nie so reichgegliederte Blütenstände, wie es bei den meisten südafrikanischen Gruppen mit kleinen

Köpfen der Fall ist. — Mit zunehmender Xerophilie nimmt die Zahl der Köpfe bei ihnen ab, und ebenso zeigen die Formen mit einer Blattrosette die starke Tendenz, einköpfig zu werden. Doch lassen sich nur wenige Arten namhaft machen, bei welchen der schaftförmige Pedunculus stets nur einen Kopf an seinem Ende trägt (*H. marginatum* DC., *H. album* N. E. Br., *H. scapiforme* Moeser). Desgleichen werden die Zweige einiger sehr xerophiler Sträucher derselben Verwandtschaft stets nur durch einen großen Blütenkopf abgeschlossen (*H. Hoehnelii* Schweinf., *H. Newii* Oliv. et Hiern, *H. retortum* Willd.). Eine besondere Stellung nehmen die *Leptolepidea* und *Praecincta* ein. Die kleinblütigen Arten haben am Grunde von größeren grünen Blättern umhüllte Köpfe, die wieder zu 5—8 zu sekundären Scheinköpfen zusammentreten, oder, falls die Köpfe größer sind, sitzen sie oft einzeln am Ende beblätterter Zweige und sind ebenfalls an der Basis von grünen Blättern umgeben. Endlich entsteht auch eine scheintraubige Anordnung dadurch, daß die Köpfchen entlang rutenförmiger oder prostrater Zweige auf sehr kurzen, dicht beblätterten Ästchen einzeln sitzen (nur bei *H. spiciforme* DC. und *H. paronychioides* DC.).

Die Morphologie des Blütenstandes kann hier für die Systematik meist nur einen geringen Anhalt geben. Die Längenverhältnisse der Achsen zu einander wechseln von Art zu Art außerordentlich und sind nichts weniger als konstant. Insbesondere kommen kopfförmige und scheinrispenartige Cymen bei ganz nahen Verwandten häufiger vor. Auch werden bei vielen die Achsen erst nach oder gegen Ende der Blütezeit gestreckt.

Ein klares Bild der verschiedenen Blütenstände erhält man aber erst dann, wenn man sie in ihren Beziehungen zur Organisation der Hülle und und den an den Achsen und besonders den Pedunculi auftretenden Hochblättern begreift. Die Kenntnis dieser Beziehungen ist aber für das Verständnis der so mannigfachen Formen der Hülle unerläßlich und scheint mir überhaupt neben der Kenntnis der übrigen morphologischen Verhältnisse eine Voraussetzung zu einer natürlichen Systematik der Gattung zu sein. Hierauf will ich im folgenden Abschnitt ausführlich zurückkommen.

E. **Köpfe.**

Es ist nicht zum wenigsten die wechselnde Größe, Farbe und Anordnung der Köpfe, welche die von allen Autoren hervorgehobenen, überraschenden habituellen Gegensätze innerhalb der Gattung hervorrufen. In den meisten Formenkreisen sind weiß bis rötlich und gelb bis bräunlich gefärbte Hüllblätter anzutreffen. Nur gelbe Hüllen haben die *Densiflora* und die *Lepidorhiza*. Die Länge der Köpfe schwankt etwa zwischen 0,3 und 2,5 cm, die Zahl der Hüllblätter zwischen 8 und über 100. Sie ist für die einzelnen Arten nicht konstant, manchmal sogar außerordentlich schwankend. So fanden sich in zwei Fällen bei dem sehr variablen *H. felinum* (Thbg.) Less. 42 und 70 Brakteen. Aber auch sonst kann man

sich in jedem einzelnen Falle von der Inkonstanz der Hüllblattzahl leicht überzeugen. Auf die Gründe dieser Erscheinung ist später noch zurückzukommen. Es verdient jedoch hervorgehoben zu werden, daß bei wenigblättrigen Hüllen im allgemeinen die Zahl der Hüllblätter sich wenigstens der Konstanz nähert. Da die Brakteen umgewandelte Blätter sind, finden sich auch öfter bei ihnen deutliche Anklänge an die Blattform. So sind beispielsweise bei *H. umbraculigerum* Less. die von den übrigen etwas abgerückten unteren Hüllblätter von spateliger Form wie die Laubblätter. Die Übereinstimmung mit den Blättern zeigt sich auch darin, daß der obere der zarten Spreite der Laubblätter entsprechende Teil der Hüllblätter dünn und, dem Gattungscharakter entsprechend, membranös ist, während der untere, dem von starken Adern durchzogene Blattgrund oder Blattstiel entsprechende Teil holzige, manchmal lederartige Konsistenz zeigt. Öfter führt das Grundfeld reichlich Chlorophyll und wird dann von einem kleinen, verzweigten Adernetz mit in dem membranösen Teil sich verlierenden Auszweigungen durchzogen (*Leptolepidea*). In diesem Falle, wie fast überhaupt immer sind mehr oder weniger reduzierte Stomata zu finden. Bei den *Polylepidea* mit fast ganz membranösen Brakteen und verholztem Grund ist dagegen nur eine rudimentäre Mittelader zn sehen, die nach unten verschwindet. Diese Verhältnisse sind aber von Art zu Art so wechselnd, daß sie zu einer Klassifikation ungeeignet sind; auch sind gerade häufig bei Arten mit derben, lederartigen Blättern oder bei Sträuchern die Hüllblätter am Grunde weit mehr holzartig als bei ihren nächsten Verwandten (*H. coriaceum* Sond., *H. densiflorum* Oliv.).

Die Brakteen sind mit Ausnahme der äußersten nie ganz kahl. Es finden sich stets mehr oder weniger — bei solchen mit rudimentärer Aderung und holzigem Grundfeld naturgemäß wenig, bei den übrigen reichlicher — Woll- und Drüsenhaare auf ihrem Rücken vor, und zwar überwiegen entweder die Wollhaare oder die Drüsenhaare erheblich oder beide sind etwa gleichmäßig verteilt. Die kurz gestielten Drüsen sind gelb, selten schön rotorange gefärbt (*H. natalitium* DC.) und enthalten ein aromatisches Öl. Sie finden sich bei vielen kleinblütigen, stark aromatisch riechenden Arten des Kaplandes (*Parviflora*, *Decurrentia*, *Glumacea*, *Apapposa*, *Anomala* usw.). Ganz besonders reichlich sind die zarten Brakteen von *H. niveum* (L.) Less. von solchen Drüsen bedeckt. Hervorzuheben ist, daß bei den Genannten Drüsen auf den Laubblättern nicht zu finden sind oder doch stark zurücktreten. Der entgegengesetzte Fall, stark wollige Behaarung der Involukralschuppen, findet sich bei einigen Arten der Karroo (*H. pentzoides* Less., *H. Lambertianum* DC.). Häufig erscheint das Involukrum am Grunde mehr oder weniger wollig, selten jedoch, wie bei *H. marifolium* DC. und *H. maritimum* (L.) Less., durch kürzere, gerade braune Wollhaare zottig, wie es schon für die Blätter einiger *Paniculata* erörtert wurde.

Die längsten Involukralblätter eines Kopfes verhalten sich in den verschiedenen Formenkreisen zur Länge der Blüten sehr verschieden. Bei den *Polylepidea* sind die Blüten so lang wie der derbe, bräunlich gefärbte untere Teil der Braktee und ihre Zipfel reichen daher gerade bis zu der Stelle, wo die lebhaft gefärbten, membranösen sogenannten »Anhängsel« des strahligen Involukrums umknicken. Die Strahligkeit des Involukrums wird also höchstwahrscheinlich durch den Druck, den die sich entwickelnden Blüten nach außen ausüben, verursacht. Die Hüllblätter müssen natürlich diesem Drucke an der Stelle, wo ihr derberer unterer Teil an die zarte und nachgiebigere Lamina ansetzt, zuerst nachgeben. Diese Ansicht wird auch dadurch unterstützt, daß bei allen Arten mit strahlender Hülle die Blüten da endigen, wo der strahlende Teil der Hüllblätter beginnt. Die mehr oder minder auffallende Strahligkeit ist daher durch das wechselnde Längenverhältnis der Blüten zu den Hüllblättern bestimmt, wobei die strahlende Lamina bald sehr kurz, bald viel länger als die Blüten selbst sein kann. Bei den *Polylepidea*, deren Involukralschuppen akropetal wieder kürzer werden, haben die inneren Brakteen natürlich auch eine kürzer strahlende Lamina.

Die biologische Bedeutung der Strahligkeit ist nicht zu verkennen. Es werden dadurch die Blüten dem Licht und dem Insektenbesuch geöffnet, von denen die gerade an der Peripherie stehenden weiblichen Blüten leicht durch die Brakteen abgesperrt werden könnten. Bei den zahlreichen Formen, deren Blüten die Brakteenlänge erreichen oder übertreffen, ist dagegen die Strahligkeit der Hülle überflüssig. Hier findet dann auch in der Tat höchstens ein Auseinanderdrängen der Hüllblätter durch die Blüten statt (Beispiele hierfür sind die *Plantaginea*, *Auriculata*, *Praecincta*, *Campanulata*, *Decurrentia* u. a.). Bei einigen wenigblütigen Arten ragen sogar die Blüten oben ein wenig aus der Hülle heraus, wobei die Form dieser die gleiche bleibt wie vor der Anthese (*H. niveum* [L.] Less., *H. Zeyheri* Less.).

Von der soeben besprochenen scharfen Umbrechung der Brakteen bei der Strahligkeit ist zu unterscheiden die bogige Zurückbiegung derselben an der Spitze, wie wir es bei *H. simillimum* DC. und *H. excisum* (Thbg.) Less. sehen. Öfter sind die Involukralschuppen an der Spitze faltigrunzelig (*H. felinum* [Thb.] Less., *H. rotundifolium* [Thbg.] Less., *H. rugulosum* Less., *H. athrixifolium* O. Hoffm. u. a.). Letztere Erscheinung ist wohl auf die verschiedene Spannung innerhalb der sich nach oben stark verbreiternden Lamina zurückzuführen.

Die Form der Hüllblätter ist für die Art im ganzen konstant, wenn auch im einzelnen wechselnd. Sehr variabel sind einzelne Formen und Formenkreise in bezug auf die Zuschärfung der Involukralschuppen. Konstant sind hierin nur die *Polylepidea* und *Lepidorhiza*, welche stets spitze, und die *Densiflora*, die nur stumpfe Brakteen haben. Die *Leptolepidea*

und *Praecincta* charakterisieren am Grunde oft stielartig verschmälert Involukralblätter, an denen man wie bei Laubblättern einen Stiel und ein Lamina unterscheiden kann.

Die Brakteen entwickeln sich naturgemäß wie die Laubblätter und di Blüten akropetal, indem die innersten zuletzt ihre definitive Länge erreichen Das Gewebe an ihrem Grunde bleibt dabei bis zuletzt bildungsfähig un läßt die langgestreckten Zellen der membranösen Braktee entstehen. Di Wände dieser Zellen scheinen aus ligninartigen Stoffen zu bestehen; wenig stens ergab die Behandlung der schneeweißen Brakteen von *H. Lent.* Vlks. et O. Hoffm. mit salzsaurem Phloroglucin eine Rotfärbung.

Die Brakteen stehen an ihrer Achse spiralig in den bekannten Para stichen. Nur bei *H. Zeyheri* Less. sind sie oft und besonders vor de Anthese in fünf scharfen, deutlich von einander getrennten Orthostiche angeordnet, ein sehr interessanter und für die Compositen überhaupt wol einzig dastehender Fall. Bei genannter Art sind nur 3—5 Blüten vorhande und die Achse, an der die Hüllblätter stehen, ist fast zylindrisch und i Vergleich zum Pedunculus nur unerheblich am Blütenboden verdickt. D Candolle hat auf Grund dieser besonderen Anordnung der Hüllblätter ei eigene Sektion *Taxostiche* gebildet, zu welcher er auch *H. glumaceum* D(rechnet. Diese Art ist wirklich mit *H. Zeyheri* Less. nahe verwandt, ha aber größere mehrblütige Köpfchen und nicht in Orthostichen stehen Hüllblätter. Es scheint mir daher wahrscheinlich, daß die Involukralblätt an einer dünnen, zylindrischen Achse die Neigung haben, in ihrer u sprünglichen, der Blattstellung vollkommen gleichen Anordnung zu ve harren, während sie sich mit zunehmender Blütenzahl, was eine Ve breiterung des Blütenbodens und damit die Umwandlung der zylindrisch »Brakteenachse« in eine kegelförmige zur Folge hat, mehr und mehr v ihrer ursprünglichen Stellung entfernen. So finden wir die zahlreich Brakteen der vielblütigen, größeren Köpfe der *Polylepidea* an einer je nac der Blütenzahl keglig bis keglig-tellerförmig verbreiterten Achse in schön Parastichen vor.

Die Involukralblätter stehen an ihrer Achse je nach ihrer Zahl me oder weniger gedrängt, lockern sich aber stets nach dem Grunde der Köp auf, indem sie in die Hochblätter des Pedunculus übergehen. Wie si nun die innerhalb des Blütenstandes und an den Pedunculis auftretend Hochblätter zum Blütenstand und zum Aufbau der Hülle verhalten, ist f das Verständnis der verschiedenen Formen der Hülle von Wichtigkeit. wird sich auch aus der folgenden Betrachtung ergeben, inwieweit d Form der Hülle an sich für die Systematik unserer Gattung von Bedeutu sein kann.

Die Form der Hülle kommt, abgesehen von dem Zuschnitt der I volukralblätter, durch die Zahl dieser, die Form der Achse, an der s stehen, ihre Anordnung und ihre relative Länge zu einander und zu d

Blüten zum Ausdruck. Ordnet man alle Arten nach steigender Blütenzahl, so wird man bemerken, daß, von kleinen Schwankungen abgesehen, zugleich auch die Zahl der Hüllblätter wächst. Es gilt sogar für nahe verwandte Arten die ausnahmslose Regel, welche sich in jedem einzelnen Falle zahlenmäßig beweisen läßt, daß die größere Blütenzahl auch eine größere Zahl der Brakteen zur Folge hat. Einige Beispiele seien angeführt. Bei dem in der Blütenzahl sehr schwankenden *H. felinum* (Thbg.) Less. fanden sich in einem Falle folgende Verhältnisse:

Form 1. Brakteen 42 Blüten 58

Form 2 (mit doppelt so großen Köpfen). Brakteen 70. Blüten 90.

Für 3 Arten von *Densiflora* fand ich folgende Zahlenverhältnisse:

H. Keilii	Br.	10	Bl.	3
H. leimanthium	Br.	14—18	Bl.	8
H. Krookii	Br.	ca. 20	Bl.	8—10

Diese Regel gilt streng nur für die nächsten Verwandten, wenn die Differenzen in der Blütenzahl nur relativ geringe sind, bei größeren Differenzen dagegen allgemein. Da eine Progression der Hülle nur dann denkbar ist, wenn überhaupt Blätter an den Pedunculis vorhanden sind, so erklärt sich die Organisation der Hülle ungezwungen aus dem Verhältnis, in dem die Hochblätter zum Involukrum stehen. Insbesondere seien gleich die Fälle hervorgehoben, die die Zahl der Involukralblätter beschränken müssen. Es sind 3 Fälle zu unterscheiden. Entweder finden sich überhaupt keine Hochblätter innerhalb des Blütenstandes (*Populifolia*, *H. tricostatum* [Thbg.] Less.), oder die am Grunde der Stengel rosettig stehenden Blätter nehmen am Stengel nach oben sehr schnell an Größe ab oder sind nur schuppenförmig, so daß sie an den Pedunculis schon völlig oder fast fehlen (*Plantaginea*, *Lepidorhiza*); drittens endlich fehlen die Hochblätter infolge der Verkürzung der Pedunculi. Das treffendste Beispiel hierfür ist *H. Thodei* Moeser. In den ersten beiden genannten Fällen ist das Involukrum naturgemäß imbrikat, weil die Blattorgane nach oben hin kleiner werden, während im dritten Falle, in welchem die Köpfe sitzend werden, die äußeren Involukralblätter ungefähr die Länge der übrigen erreichen. Letzteres Verhalten ist so zu erklären, daß die Hülle durch die starke Verkürzung der Köpfchenstiele, die zu einer dauernden Eigenschaft wurde, in ihrer weiteren Entwicklung gehemmt wurde und auf einem bestimmten Stadium stehen blieb. Arten mit einer solchen Hülle können daher nie einköpfig sein, weil die vom Grunde des Stengels nach oben sich verkleinernden Blätter eine weitere Vergrößerung des Involukrums und eine dachziegelige Deckung der einzelnen Schuppen zur Folge haben würden. Es ist auch zu beachten, daß, je reicher gegliedert der Blütenstand ist, je mehr Achsen also vorhanden sind, auch bei der Verkleinerung der Blattorgane nach oben auf die einzelnen Pedunculi immer weniger Blätter fallen,

daher auch sehr dichte Blütenstände stets Köpfe mit wenigblättriger Hüll haben. Sind dagegen die Köpfe groß, reichblütig, mit vielblättrigem, im brikatem Involukrum, so sind auch stets die Pedunculi relativ lang, viel blättrig, mit in die äußeren Brakteen übergehenden Blättern. Je wenige Köpfe dann der Blütenstand enthält, desto mehr verliert er seine Selb ständigkeit. Im extremsten Falle haben wir einen einköpfigen Blütenstand Bei den letztgenannten Formen sind Übergänge der Blätter in die Hüll blätter sehr schön zu beobachten. Vielfach sind die Blätter unter de Hülle nur an der Spitze membranös, wie bei *H. appendiculatum* (L.) Less Bei *H. humile* Andr. setzt sich die Hülle in sehr auffallender Weise ei Stück in den langen, dicht dachziegelig beblätterten Pedunculus fort. Inter essant ist, daß bei dem sehr ähnlichen *H. sesamoides* Willd., das sehr vi kleinere, reduziertere Blätter besitzt, dies in viel geringerem Grade de Fall ist. Diese Bildung membranöser Hochblätter geht je eher vor sich je mehr das Assimilationsmaterial entbehrt werden kann. Bei einigen de auf sterilem und trockenem Sandboden besonders in Südwestafrika wach senden *Leptolepidea* sind die mit relativ wenigblütiger Hülle ausgestattete Köpfe am Grunde von grünen, krautigen Blättern umhüllt. Ebenso habe die Verwandten von *H. appendiculatum* (L.) Less. mit einer Grundblatt rosette kleine Blätter mit membranöser Spitze in der Nähe der Köpfe. Di Hochblätter in dem Blütenstand der kleinköpfigen Formen mit imbrikate Hülle sind entsprechend den vorigen Ausführungen klein und schuppen förmig. Bei einigen mehr hygrophilen Arten der *Decurrentia* sind jedoc diese Hochblätter an den Auszweigungen der vorletzten Achsen sehr gro konkav und völlig häutig membranös. Sie umhüllen beispielsweise bei *I Engleri* O. Hoffm. die 3—4-köpfigen Cymen vor der Entfaltung der Köpf vollständig und machen diese Art durch die so erzeugten Scheinknospe sehr auffallend.

Es ist nun noch auf die Erscheinung hinzuweisen, daß bei Arten m vielblättriger Hülle die Brakteen sich nach innen wieder kontinuierlich ve kürzen (*Polylepidea*, *Leptolepidea*, *Sphaerocephala*). Manchmal verhalte sich aber nahe verwandte Arten in dieser Hinsicht verschieden. So h *H. crispum* (L.) Less. mit sehr reichblütigem, lockerem Corymbus rei imbrikate Köpfe mit nach innen nicht kürzer werdenden Brakteen, währen die erheblich größeren Köpfe des nahe verwandten *H. auriculatum* (Thbg Less. mit inneren erheblich verkürzten Involukralblättern in wenigköpfige Cymen stehen. Hier möge man sich an den Zusammenhang erinnern, de zwischen Blütenstand und Hülle besteht. Die Entwicklung eines reich g gliederten Blütenstandes — und damit die schnelle Größenabnahme de Hochblätter innerhalb der Inflorescenz nach oben — hatte bei *H. crispu* (L.) Less. die Entstehung einer rein imbrikaten Hülle zur Folge, währer bei *H. auriculatum* (Thbg.) Less. wegen der geringen Verzweigung de Blütenstandes gewisse Hüllblätter länger werden konnten als die en

sprechenden bei *H. crispum* (L.) Less. Die Zahl der Hüllblätter ist bei beiden Arten ungefähr gleich. Im vorliegenden Falle wäre also die Ursache der Divergenz in der Organisation der Hülle die verschiedene Ausbildung des Blütenstandes. Nicht immer aber liegen die Verhältnisse so klar, und es muß dann unentschieden bleiben, ob die fragliche Erscheinung auf die Progression der Hülle oder auf eine nach der Mitte des Blütenbodens hin fortschreitende Reduktion der Hüllblätter zurückzuführen ist. Letztere Annahme wird dadurch unterstützt, daß auch die Spreublätter vom Rande nach dem Zentrum des Blütenbodens allmählich kürzer werden. Ein treffendes Beispiel ist *H. argyrophyllum* DC., wo die Spreublätter auf der Mitte des Blütenbodens bereits völlig unterdrückt sind, während die übrigen zentrifugal länger werdend am Rande des Rezeptakulums allmählich in die ebenfalls an Länge zunehmenden Hüllblätter übergehen.

Es seien schließlich noch einmal die Gesetzmäßigkeiten, welche zwischen Hülle, Blütenstand und Hochblättern bestehen, zusammengefaßt und zugleich daraus die für die Systematik unserer Gattung wichtigen Schlüsse gezogen. Man kann eine Progression der Hülle und eine solche des Blütenstandes unterscheiden. Beide sind sich diametral entgegengesetzt und führen im extremsten Falle zu so verschiedenen Formen, wie es z. B. *H. densiflorum* Oliv. und *H. formosissimum* Sch. Bip. sind. Im allgemeinen wird die Pflanze das Bestreben haben, so viel Blüten zu erzeugen, als die Verhältnisse zulassen. Sie erreicht dies, wie man sieht, einerseits durch vielblütige Köpfe, andererseits durch eine große Zahl wenigblütiger. Die starke Progression des Blütenstandes schließt eine ebenso starke der Hülle aus. Ferner hängt die mehr oder weniger ausgesprochene dachziegelige Deckung der Hüllblätter von der mehr oder weniger verwirklichten Abnahme der Blätter nach oben und der Zahl der Achsen ab. Insbesondere zeigt schon da die Hülle eine Beschränkung in der Zahl der Blätter, wo die Laubblätter sich in Rosetten und vorzugsweise am Grunde der Stengel vorfinden (doch nicht bei einköpfigen Formen). Am wenigsten entwickelt ist das Involukrum oft endlich bei den Formen, deren Köpfe sitzend sind. Die Bildung eines kopfartigen Blütenstandes kann früher oder später eingetreten und in verschiedenem Grade fixiert sein. Die primäre Verkürzung der Pedunculi ist mit annähernder Konstanz in der Zahl der wenigen Hüllblätter und Blüten verbunden, während dies bei der sekundären Kopfbildung keineswegs der Fall ist.

Da die primäre Zusammenziehung des ganzen Blütenstandes oder der letzten Auszweigungen als fixiert anzusehen ist, ist sie auch systematisch von Wichtigkeit. Solche Formen sind schon an dem dichten Blütenstand als zusammengehörig zu erkennen. Die sekundäre Kopfbildung ist dagegen nicht konstant und geht entweder bei der betreffenden Art selbst oder einer Anzahl nahe verwandter polymorpher Formen in aufgelockerte Cymen über. Es können daher mitunter Arten mit imbrikater und nicht imbri-

kater Hülle nahe verwandt sein. Der sehr polymorphe Formenkreis de Appendiculata enthält dafür auffallende Beispiele. Bei *H. campaneun* S. Moore und *H. ascendens* (Thbg.) Less., die meistens eine sehr star kopfförmig zusammengezogene Inflorescenz haben, sind die äußeren Hüll blätter erheblich länger als alle übrigen, während das nahe verwandt *H. longifolium* DC. imbrikate Köpfe in sehr lockeren Cymen trägt.

Da bei den meisten Gruppen ausschließlich die Köpfe imbrikat sinc so sind diese Verhältnisse nur soweit systematisch von Wichtigkeit, als si oben besprochen wurden.

F. Blütenboden.

Der Blütenboden ist außer bei *H. argyrophyllum* DC. stets spreu blattlos, weshalb Bolus[1]) diese Art in ein neues Subgenus *Lysiolepis* Bolu gebracht hat. Im übrigen ist das Rezeptakulum meist flach oder schwacl seltener stärker gewölbt oder schüsselförmig (*H. Whytei* Britten). Be vielen der kleinblütigen Arten ist es schwach oder undeutlich kegelförmig deutlich verlängert nur bei den *Populifolia*. Jedoch waren es nicht dies wenig in die Augen fallenden Verhältnisse, die für die Systematik wichti erschienen, sondern das Vorhandensein oder Fehlen von Spreuschuppe (Fimbrillen). Solche Wucherungen finden sich bei den Compositen seh häufig, erreichen aber bei unserer Gattung eine besonders starke Entwick lung. Da von dem glatten bis zum Fimbrillen tragenden Blütenboden all Übergänge vorhanden sind, so kann man an den verschiedenen Stadie die Entstehung dieser Gebilde verfolgen. Sie geht folgendermaßen vor sicl

Sind die Achänen nur schwach in den Blütenboden eingesenkt, s entsteht eine regelmäßige Felderung mit entsprechend der Form der junge Achänen 4—5-eckigen Feldern. An den Ecken der Felder wächst dan offenbar weil dort der Druck am geringsten ist, der durch die Einsenkun entstandene häutige oder mehr oder weniger fleischige Saum der Feld in unregelmäßig gezackte Spitzen aus. Vielfach sind diese dann an de Peripherie der Randfelder am längsten. Bei stärkerer Einsenkung un großer Zahl der Achänen wird der Blütenboden regelmäßig wabig (*Poly lepidea*). Bei den *Plantaginea* u. a. endlich erreichen diese Wucherunge die halbe Länge des Involukrums und es macht den Eindruck, als seie die Achänen ihrer ganzen Länge nach in das Rezeptakulum eingebohr Doch sind die tiefen Alveolen nicht unter sich zusammenhängend, sonde in einzelne oder zu 2—3 zusammenhängende, unregelmäßig gezackt fleischige, meist rotbraune Zungen gespalten. Die größeren haben ein triangelförmigen Querschnitt und entsprechen den Eckteilen dreier anei anderstoßender Alveolen. Diese Wucherungen bestehen aus langgestreckt

1) Transactions of the South African Philosophical Company, Vol. XVIII. part I (1907) p. 392

dickwandigen Zellen, deren Wände alle von schrägen Tüpfeln durchbohrt sind. Es sei noch darauf hingewiesen, daß z. B. bei den *Plantaginea* die Zungen der peripheren Alveolen viel kleiner sind als die der inneren, so daß man vermuten könnte, daß die Einsenkung der Achänen in einem ursprünglich mehr kegelförmigen Blütenboden vor sich gegangen ist.

Es ist nun die Frage aufzuwerfen, ob und wieweit diese Verhältnisse für die Gliederung unserer Gattung in Betracht kommen. Harvey und Sonder[1]) haben die Gattung in 2 Subgenera geteilt, von welchen *Euhelichrysum* einen glatten, *Lepicline* einen Fimbrillen tragenden Blütenboden haben soll. Da aber die Länge der Fimbrillen von Art zu Art wechselt und Übergänge von verschwindend kleinen Wucherungen bis zu solchen, die die Länge des Involukrums erreichen, vorhanden sind, so ist es von vornherein klar, daß diese Trennung in 2 Subgenera keine natürliche sein kann, wie auch Bentham und Hooker[2]) zugeben. Nun sind die von Harvey und Sonder gebildeten Gruppen zum Teil schon recht natürliche. Es zeigt sich aber beim genaueren Hinsehen, wie verschieden sich oft nahe verwandte Arten in Hinsicht des Blütenbodens verhalten. Es ist daher einerseits bei einer Anzahl von Arten nicht einzusehen, weshalb sie in das Subgenus *Lepicline* gestellt wurden, da sie nur verschwindend kleine Wucherungen des Blütenbodens haben, andererseits ebenso gut Arten und Gruppen des Subgenus *Euhelichrysum* zu *Lepicline* gerechnet werden könnten. Aus diesen Gründen ist auch eine systematische Gliederung durch die Einteilung von Harvey und Sonder nicht erreicht, geschweige denn eine Zusammenstellung der Gruppen nach ihrer wirklichen Verwandtschaft; letzteres schon deshalb nicht, weil sich die natürlichen Verwandtschaftskreise sehr verschieden verhalten. Bei einigen findet sich eine annähernde Konstanz in der Länge der Fimbrillen (*Plantaginea*), während sie in anderen Formenkreisen außerordentlich schwankt (*Parviflora*, *Carnea*). Es gibt sogar selbst Arten, bei welchen das Rezeptakulum manchmal glatt, manchmal spreuschuppig ist (*H. crispum* [L.] Less., *H. auriculatum* [Thbg.] Less., *H. felinum* [Thbg.] Less., *Sphaerocephala* u. a.). In zahlreichen Fällen tritt aber eine solche Differenz bei nahe verwandten Arten zutage. Es ist also, besonders wenn man die vielen Übergänge bedenkt, eine Einteilung der Gattung in größere Sektionen mit Hilfe des Blütenbodens als undurchführbar abzulehnen. Das Fehlen oder Vorhandensein von Wucherungen hat keinen größeren systematischen Wert als andere morphologische Verhältnisse, und man muß sich darauf beschränken, das Verhalten der einzelnen Gruppen anzugeben. Die Bildung der Fimbrillen wird unzweifelhaft durch die Einsenkung der Achänen in den Blütenboden eingeleitet. Das weitere Auswachsen am Rand der Alveolen in zackige Spitzen ist

1) Flora Capensis III (1864—65).

2) Genera plantarum 1873.

vielleicht auf den dadurch hervorgerufenen Reiz zurückzuführen. Biologisch scheinen die Fimbrillen bedeutungslos zu sein. Sie sind aber da, wo sie stark entwickelt sind, wie bei den *Plantaginea*, eher unvorteilhaft als nützlich, da sie später bei der Fruchtreife stehen bleiben, zusammentrocknen und die Achänen zwischen sich festhalten. Bei vielen madagassischen Arten sind sie hingegen leicht abfallend und befördern so später die reifen Achänen aus dem Fruchtkorb heraus.

G. Blüten, Pappus und Frucht.

Die Zahl der auf dem Blütenboden mehr oder weniger dicht gedrängt stehenden Blüten beträgt mindestens 3, steigt aber bei den großköpfigen Formen bis auf mehrere hundert. Wie schon früher hervorgehoben, ist sie bei einzelnen Arten äußerst schwankend, nimmt aber an Konstanz zu, je wenigblütiger die Köpfe sind. Sie bewegt sich dann gewöhnlich nur zwischen 3 und 5.

Die Blüten selbst sind von gelber Farbe, einige Gruppen aber, wie die *Imbricata*, *Leptolepidea* und *Praecincta*, sind durch meist an der Spitze rot überlaufene Kronen ausgezeichnet. Die Größe und Form der Blüten wechselt im einzelnen außerordentlich. Ziemlich große nach oben glockig erweiterte Blüten haben die meisten *Lepidorhiza* und *Paniculata*, während sie bei den *Polylepidea* im Vergleich zur Größe der Köpfe recht klein sind. Sie sind stets röhrig mit gleich großen, radiären Zipfeln. Nur bei dem in Socotra endemischen *H. gracilipes* Oliv. u. Hiern finden sich ausgesprochene Lippenblüten mit vergrößerter 3-lappiger Unterlippe und 2-zipfliger kleiner Oberlippe. Die am Rande der Köpfe häufig vorhandenen ♀ Blüten sind von den zwittrigen leicht durch ihre Engröhrigkeit zu unterscheiden. Bei ihnen ist öfter eine sich in bescheidenen Grenzen haltende Vergrößerung oder Verkleinerung der Blumenkronenzipfel zu konstatieren. Ziemlich groß sind die Zipfel der ♀ Blüten bei *H. maritimum* (L.) Less., *H. plebejum* DC., *H. abietinum* O. Hoffm., *H. odoratissimum* (L.) Less. u. a., während sie bei *H. glumaceum* DC., *H. capitellatum* (Thbg.) Less. u. a. undeutlich sind. Zuweilen sind auch die ♀ Blumenkronen konstant 3—4-zipflig (*H. abietinum* O. Hoffm., *H. tillandsiifolium* O. Hoffm., *H. Uhligii* Moeser). Die Blütenzipfel tragen fast stets Drüsen, welche völlig den schon erwähnten, auf den Rücken der Hüllblätter sich vorfindenden, gleichen. Selten stehen die Drüsen auch auf der Blütenröhre selbst. Ich fand dieses Verhalten nur bei den pappuslosen Formen *H. infaustum* Wood et Evans, *H. inerme* Moeser, *H. anomalum* Less.

Der Griffel ist in der ganzen Gattung von gleicher Form. Seine beiden Schenkel sind linealisch, abgestutzt, mit am Rande verlaufenden, nicht zusammenfließenden Narbenreihen und einem Kranze kurzer Fegehaare am Ende. Längenunterschiede der Griffel weiblicher und zwittriger Blüten treten mitunter hervor, sind aber unbedeutend. Dicht über dem Grunde der

lütenröhre verbreitert sich der Griffel zu einer halbkugligen, honigab-
ondernden Scheibe. Die Antheren, deren Filamente ungefähr in der Mitte
er Röhre angeheftet sind, haben an der Spitze ein meist spitzes, drei-
ckiges Anhängsel, doch ist dasselbe zuweilen auch stumpflich-viereckig.
ie Thecae der Antheren laufen stets am Grunde in einen Schwanz aus,
er in wechselnder Weise gefiedert oder verzweigt sein kann.

Der Pappus ist in sehr verschiedener Weise zur Ausbildung gelangt.
r ist unverkennbar nur so stark entwickelt, wie es die verschiedene
röße und Schwere der Achänen erheischt. Die für den Auftrieb in der
uft nötige Oberfläche wird entweder durch die große Zahl der Borsten,
ie dann keine weitere Zerteilung aufweisen, glatt oder am Rande etwas
auh sind, oder, wenn nur wenige Borsten vorhanden sind, dadurch er-
eicht, daß die Oberfläche an ihnen selbst sich vergrößert, indem sie an
ier Spitze federig (*Glomerata*), oder durch größere blasige Zellen keulig
Polylepidea) oder blattartig flach (*H. Keilii* Moeser) werden. Doch sind
ie Borsten zum Unterschiede von *Helipterum* DC. niemals vom Grunde
n federig. Sehr zahlreiche und dann meist dünne Borsten sind meist am
Grunde in einen Ring verbunden[1]) (*Lepidorhiza*, *Paniculata*, *Xeran-
hemoidea*, *Auriculata*). Sehr selten sind die Borsten in 2 bis mehr kon-
entrischen Reihen angeordnet und dann meist auch am Grunde mehr oder
veniger miteinander verbunden (*H. spiciforme* DC., *H. cerastioides* DC.).
läufig werden die bis zum Grunde völlig freien Pappushaare durch längere,
n ihrer Basis entwickelte zottige Fiedern, die mit denen der Nachbar-
orsten sich verflechten, ringförmig zusammengehalten (*Campanulata* u. a.).
Daneben können aber auch einzelne Borsten oder Gruppen von solchen
virklich verbunden sein (*Fruticosa* u. a.).

Bei einigen Arten ist der Pappus reduziert und für die Verbreitung
elanglos oder fehlt völlig. Ist er schon bei *H. densiflorum* Oliv. und
H. umbraculigerum Less., wo die wenigen hinfälligen Borsten nur die
halbe Länge der Krone erreichen, so schwach, daß er für die Verbreitung
ler Früchte kaum noch geeignet erscheint, so ist er bei *H. niveum* (L.)
Less. völlig funktionslos geworden. Die wenigen bisweilen bis auf eine
eduzierten Borsten werden durch die klebrigen Drüsen der Blütenröhre
estgehalten und so ihrer Aufgabe entzogen. Sie sind unregelmäßig ge-
kräuselt, manchmal bandartig verbreitert und fehlen hier bisweilen schon
ganz. Konstant fehlt der Pappus bei *H. anomalum* Less., *H. infaustum*

---

1) Wenn, wie man wohl jetzt annimmt, der Pappus ein umgebildeter Kelch ist,
o muß man wohl eher von einer Zerspaltung als von einer Verwachsung derselben
eden. Bei dem am Grunde in einen Ring verbundenen Pappus tritt auch stets eine
iruppenbildung durch höher mit einander verbundene Borsten hervor. Ferner mag
uch folgendes für diese Ansicht sprechen. Bei *H. anaxetonoides* Schltr. fand ich die
Borsten sowohl frei als auch größere, breitere, etwa bis zur Mitte unregelmäßig zer-
palten. Ähnliches konnte auch in mehreren anderen Fällen konstatiert werden.

Wood et Evans und *H. inerme* Moeser. Jedoch finden sich bei *H. anomalum* Less. häufig noch 7 sehr kurze Borsten vor, während bei den beiden anderen genannten Arten jede Spur eines Pappus fehlt. Bemerkenswert ist, daß die pappuslosen Spezies auf ihrer Blütenröhre klebrige Drüsen besitzen, die höchstwahrscheinlich die Verbreitung vermitteln. Für *H. umbraculigerum* Less. und *H. densiflorum* Oliv. käme für die Verbreitung durch den Wind der schirmförmige, sehr leichte Blütenstand selbst in Betracht.

Die Achänen sind in der Jugend 5-kantig, später treten jedoch die Kanten kaum hervor und die Früchte sind dann auf der Oberfläche glatt, meist ellipsoidisch oder zylindrisch. Viel häufiger erscheinen sie jedoch durch die starke Hervorwölbung einzelner Epidermiszellen papillös. Sehr auffallend werden dadurch die großen zylindrischen Achänen der *Lepidorhiza* und *Paniculata*, die stets solche Papillen haben. Bei zahlreichen anderen Arten sind die Papillen in geringerer Größe vorhanden (*Imbricata*, *Leptolepidea*, *Praecincta*, *Declinata* usw.). Zuweilen sind auch alle Epidermiszellen in geringerem Grade vorgewölbt (*H. scapiforme* Moeser). Selten sind die Achänen steifhaarig (*H. rotundatum* Harv.) oder mit Drüsen bedeckt. Die Drüsen sind von gleicher Form wie die der Blumenkronenzipfel und finden sich auf den Früchten von *H. niveum* (L.) Less. in großer Anzahl vor. Sie sind stark klebrig und dienen womöglich der Verbreitung. Bei *H. adenocarpum* DC. sind die Drüsen dagegen nur vereinzelt zwischen den Papillen eingestreut. Einzig dastehend sind unter den afrikanischen Spezies die lang seidenhaarigen Achänen von *H. ericoides* Pers., einer anscheinend vorzüglich in der Karroo verbreiteten Art[1]. Eine Ausnahme in bezug auf die Form der Achänen macht *H. humile* Andr., bei dem die Früchte stark seitlich zusammengedrückt und die Fruchtwand zwei- bis mehrkielig, fast geflügelt erscheint.

III. Sexualität.

Unsere Gattung ist in sexueller Hinsicht teilweise stark in der Entwicklung begriffen und daher besonders lehrreich. Einerseits finden sich größere Gruppen, die in dem ursprünglichen Zustand zäh verharren und nur zwittrige Köpfe ausbilden (*Plantaginea*, *Lepidorhiza*, *Auriculata*, *Paniculata*, *Densiflora* u. a.), andererseits solche, die sich zum Teil erst im Anfang der Progression zum Gynomonöcismus befinden und dann fast regelmäßig ein weiteres Auseinandergehen aller ihrer Glieder in bezug auf die Geschlechtsverteilung aufweisen. Demzufolge finden sich noch häufig

1) Solche Achänen hat nur noch das auf Korsika endemische *H. frigidum* Willd. und es ist seltsam, wie bis in alle Einzelheiten die Achänen und die Pappusborsten dieser beiden in ihrer Verbreitung eng begrenzten, habituell so verschiedenen Spezies sich gleichen.

Staminodialbildungen und zwar in den verschiedensten Stadien (*H. Guilelmi* Engl., *H. Lentii* Vlks. et O. Hoffm., *H. Petersii* Oliv. et Hiern, *H. monocephalum* Baker u. a.). Die Reduktion der männlichen Sphäre beginnt stets an der Peripherie der Köpfe und setzt sich nach dem Zentrum hin fort. Zuerst verschwinden die Theken und die Schwänze der Antheren. Die Filamente werden immer kürzer, bis zuletzt oft nur ein kleiner Rest eines einzigen vorhanden ist[1]). Es findet bei dieser Umwandlung der Zwitterblüten in weibliche eine Verkleinerung der Korolle in dem Sinne statt, daß die Blütenröhre stets verengt wird, da der für die Antheren reservierte Platz gespart wird. Oft ist daher die Röhre der ♀ Blüten nicht ihrer ganzen Länge nach verengt, sondern nur in der oberen Hälfte, wo die Antheren saßen. Es ist dabei interessant, wie sich die ♀ Blüten verschiedener Entwicklungsstufen verhalten. So sind beispielsweise bei *H. kilimanjari* Oliv. et Hiern, wo mehrere Reihen weiblicher Blüten vorhanden sind, die peripheren derselben durch die Verengung der Röhre nach oben pfriemlich geworden, die zentralen Zwitterblüten jedoch nach oben etwas erweitert. Je mehr man von den peripheren Blüten nach dem Zentrum vorschreitet, desto höher an der Röhre der ♀ Blüten beginnt die Verengung. Die vor den zwittrigen stehenden Staminodien führenden ♀ Blüten sind nur noch unter den Zipfeln eingeschnürt; aber auch die äußersten Zwitterblüten sind noch ein wenig unter den Kronenlappen verengt.

Die Zahl der ♀ Blüten ist, wie die Zahl der Blüten überhaupt, nicht konstant, was auch, da die ♀ Blüten stets aus zwittrigen hervorgehen können, natürlich erscheint. Sie wechselt auch bei weit verbreiteten Arten in bemerkenswerter Weise mit der geographischen Lage. So sind bei den südafrikanischen Individuen von *H. foetidum* (L.) Cass. die ♀ Blüten, wie schon Lessing und De Candolle richtig angeben, in 1—2 Reihen angeordnet. Die ♀ Blüten scheinen dann nach Norden an Zahl zuzunehmen. In Ostafrika übertreffen sie bereits die Zwitterblüten erheblich an Zahl, während letztere an von Schweinfurth im Yemengebiet (Südarabien) gesammelten Exemplaren auf einen kleinen zentralen Teil des Blütenbodens beschränkt waren. Ähnlich verhält sich *H. fruticosum* (Forsk.) Vatke. Die ♀ Blüten dieser Art sind in Südarabien, Abyssinien, Ostafrika, Kamerun und auf den Comoren stets erheblich in der Überzahl vorhanden, dagegen fand ich sie an einem Exemplar aus der Nähe von Umzimkulu in Natal, dem südlichsten bisher bekannten Vorkommen dieser Art, nur in einer

---

1) M. v. Uxküll-Gyllenband (»Phylogenie der Blütenformen und Geschlechtsverteilung bei den Compositen«, Stuttgart 1901) gibt p. 6 für *H. hebelepis* DC. hermaphrodite Köpfe an. Ich fand jedoch die Randblüten mit 5 großen Staminodien. Da die Verfasserin das mir gleichfalls bekannte Material der Züricher Universität zur Verfügung hatte, halte ich eine Falschbestimmung für ausgeschlossen. Hieraus mag man ersehen, daß die Umwandlung plötzlich einsetzen kann.

Reihe an der Peripherie der Köpfe, also bei weitem in der Minderzahl, vor. Ebenso verhält sich ferner *H. declinatum* (Thbg.) Less. in Ost- und Südafrika und die einander nahe verwandten *H. glumaceum* DC. in Abyssinien und Ostafrika und *H. benguellense* Hiern in Angola.

Eine in die Augen fallende Differenz tritt jedoch nicht nur bei den geographisch weiter getrennten Individuen und Varietäten einer Art, sondern auch bei solchen desselben Verbreitungsbezirkes, ja sogar bei den verschiedenen Köpfen eines Individuums hervor, falls diese wenigblütig sind, wie es bei der wechselnden Zahl der ♀ Blüten auch verständlich ist. So finden sich bei einer ganzen Anzahl von Arten hermaphrodite und gynomonöcische Köpfe auf denselben Individuen neben einander (z. B. *Taxostiche*, *Cymosa*, *Parviflora*, *H. odoratissimum* (L.) Less., *H. Hochstetteri* Hook. f. usw.). Natürlich zeigen dann auch die Individuen ihrerseits wieder Verschiedenheiten, indem wohl einige nur Zwitterköpfe, andere diese in überwiegender Zahl, wieder andere mehr gynomonöcische Köpfe ausbilden, bei welchen wieder die Zahl der ♀ Blüten variiert. Es tritt aber nie der Fall ein, daß sich hermaphrodite Köpfe neben vollkommen gynöcischen (die nur ♀ Blüten enthalten) auf denselben Exemplaren finden, sondern die Individuen stehen ersichtlich nur auf verschiedener Progressionsstufe. Das reiche Material des Berliner Kgl. Herbariums von *H. Hochstetteri* Hook. f., das ich daraufhin genau untersucht habe, gibt darüber Aufschluß. Es fanden sich bei dieser Pflanze[1]) folgende Abstufungen. Die Geschlechtsverteilung ist im einzelnen so kompliziert, daß nur die Hauptsachen hervorgehoben werden können.

I. Am häufigsten sind Individuen, die der Mehrzahl nach Köpfe, deren 5—6 Blüten alle bis auf eine ♀ sind, ausbilden. Neben solchen Köpfen sind entweder rein weibliche oder 2 Zwitterblüten enthaltende nicht selten. Diese Individuen stehen also der reinen Gynöcie am nächsten.

II. Im entgegengesetzten Falle sind alle Blüten eines Köpfchens zwittrig. Es finden sich daneben auch solche mit 1—2 weiblichen Blüten. Solche Individuen sind selten. Ich fand nur ein einziges.

Die übrigen Abstufungen sind nicht so häufig wie die erste, aber es finden sich noch oft genug 3—4 Zwitterblüten in einem Köpfchen. Ganz ebenso verhält sich *H. Schimperi* (Sch. Bip.) Moeser. Man kann hieraus ersehen, durch wie fein abgestufte Progressionen die Individuen einer Art durch das Überwiegen eines bestimmten Verhältnisses der zwittrigen und

1) Hierüber scheint noch nichts bekannt zu sein, wenigstens erwähnt die Verfasserin der neuesten, oben zitierten, ausgezeichneten Arbeit über die Geschlechtsverhältnisse der Compositen, M. v. Uxkull-Gyllenband, die dieselbe Spezies untersucht hat, nichts davon. Sie sagt vielmehr am Schluß ihrer Abeit in der Zusammenfassung der Gesetzmäßigkeiten sub X, p. 57: »Alle Blütenköpfchen eines Individuums erwiesen sich als gleich«.

weiblichen Blüten innerhalb ihrer Köpfe von einander verschieden sein können. Man hatte die genannten Arten sowie einige andere, bei welchen die Zahl der ♀ Blüten überwiegen sollte, von *Helichrysum* als besondere Gattung (*Achyrocline* Less.) abgetrennt. Da alle Arten dieser Gattung das gleiche Verhalten zeigen wie *H. Hochstetteri* Hook. f., so ist diese damit hinfällig geworden.

IV. Umgrenzung der Gattung.

Wie an den morphologischen Tatsachen zu zeigen versucht wurde und auch aus dem über die Sexualität handelnden Abschnitte hervorgeht, befindet sich die Gattung *Helichrysum* nach den verschiedensten Richtungen hin in starker Entwicklung, und es erscheint daher natürlich, daß sowohl die Grenzen der zu bildenden Gruppen als auch die gegen die zunächst verwandten Gattungen, wie schon Bentham und Hooker[1]) hervorgehoben haben, recht unbestimmt sind. Es wird daher die Abtrennung einiger der fraglichen Gattungen umsomehr umstritten sein, als nicht einmal habituelle Unterschiede sich geltend machen und meist nur ein trennendes Merkmal, dessen Konstanz nicht streng erwiesen wurde, vorhanden ist. Die besonders in Betracht kommenden Gattungen sind *Achyrocline* Less., *Cassinia* Less., *Gnaphalium* L., *Helipterum* DC., *Leontonyx* Less,, *Metalasia* Less., *Stenocline* DC. Was die erste Gattung anbetrifft, so ist oben schon gezeigt worden, daß sie wenigstens auf Grund der Sexualität nicht bestehen bleiben kann. Von den übrigen erscheinen einige durch ihre Merkmale scharf von *Helichrysum* geschieden; dies sind *Cassinia* mit sehr langen an der Spitze gefärbten Spreublättern und *Helipterum* DC., bei dem die Pappusborsten vom Grunde an federig sind. *Helipterum* ist erst durch DC. als Gattung aufgestellt worden, wurde aber von Willdenow noch zu *Helichrysum* gerechnet. Die Gattung entspricht fast vollkommen der Lessingschen Untergattung *Astelma* von *Helichrysum*. Auch die südafrikanische Gattung *Metalasia* Less. erscheint durch ihre Blattform gut charakterisiert. Dagegen scheinen die kleinen Gattungen *Stenocline* DC. und *Leontonyx* Less. unserer Gattung zu nahe benachbart zu sein. Erstere besitzt Vertreter in Madagascar sowie in Südamerika. De Candolle hatte sie wegen des kleinen Blütenbodens als selbständige Gattung hingestellt. Dies ist zwar berechtigt, es sei aber daran erinnert, daß die Blütenzahl bei *Helichrysum* sich in sehr weiten Grenzen hält und entsprechende Formen mit kleinen Blütenboden dort schon vorzufinden sind. Es sei auch darauf hingewiesen, daß *H. syncephalum* Baker von Ostafrika und *Stenocline chionaea* DC. aus Brasilien sich nach ihren morphologischen Merk-

1) Genera Plantarum (1873).
Auch De Candolle sagt: »Genus etiam *Heliptero* disjuncto vastissimum, habitu varium, nec tamen alterius meo sensu separandum«.

malen sehr nahe stehen müssen. DC. gibt für seine Gattung Hermaphroditismus an. In Wahrheit überwiegen jedoch bei *Stenocline chionaea* DC. die hermaphroditen Köpfe nur, während daneben auf derselben Pflanze auch gynomonöcische mit 1—2 ♀ Blüten vorkommen. Ebenso differieren ganz wie bei *Achyrocline* Less. die Individuen, wenn auch in weniger auffallender Weise. Es ist also weder ein sexueller noch ein morphologischer Unterschied vorhanden, der die Gattung *Stenocline* DC. rechtfertigte. Die Gattung *Leontonyx* Less. unterscheidet sich von *Helichrysum* durch den mehrreihigen Pappus. Einen solchen fand ich jedoch auch bei *H. cerastioides* DC. und *H. spiciforme* DC. Ferner ist auffallend, daß auch die Form der Brakteen bei *Leontonyx* Less. die gleiche ist wie bei den *Leptolepidea* und *Praecincta*, welche die nächst verwandten Gruppen unter *Helichrysum* sind. Insbesondere kehren dort 2 Formen der Brakteen, die bei derselben Art sich finden können, wieder, nämlich stumpfe Hüllblätter und solche mit krallenförmig verlängerter, zurückgerollter, starrer Spitze (vgl. *H. Leontonyx* DC., *H. alsinoides* DC. und *Leontonyx spathulatus* Less., *L. glomeratus* Less.). Schließlich sei noch über das Verhältnis unserer Gattung zu *Gnaphalium* L. gesprochen. Diese Gattung hat eine durchaus selbständige Entwicklung in Amerika erreicht und ist daher nicht mit *Helichrysum* zu vereinigen. Dagegen zeigen beide eine starke Annäherung, sobald gewisse afrikanische Arten in Betracht gezogen werden. Die Sexualität ist kein trennendes Merkmal, da auch bei *Helichrysum*-Arten die ♀ Blüten ein- bis mehrreihig angeordnet sein können und von fädiger Form sind (*H. declinatum* [Thbg.] Less., *H. capillaceum* [Thbg.] Less. u. a.). Die große Mehrzahl der *Helichrysa* ist ferner zwar durch die membranöse Beschaffenheit und lebhafte Färbung der Hüllblätter gut charakterisiert, gewisse einjährige Arten Südafrikas nehmen aber eine Mittelstellung ein.

Gesondert sind noch zu betrachten die beiden abweichenden *H. argyrophyllum* DC. und *H. gracilipes* Oliv. et Hiern. Letztere Art besitzt lippenblütige Blumenkronen. Sie muß aber, da sie mit den ebenfalls in Socotra endemischen *H. suffruticosum* Bal. fil., *H. Nimmoanum* Oliv. et Hiern. und *H. aciculare* Bal. fil. zunächst verwandt ist, in der Gattung belassen werden. Das Spreublätter besitzende *H. argyrophyllum* DC. hat Bolus in ein eigenes Subgenus gebracht. Wie dieser mit Recht hervorhebt, kann es wegen der abweichenden Paleae nicht zu *Cassinia* gestellt werden.

Von den aufgeführten Gattungen habe ich nur *Achyrocline* Less. zu *Helichrysum* gezogen, *Stenocline* DC. und *Leontonyx* Less. dagegen aus Mangel an eingehenderen Untersuchungen vorläufig bestehen lassen müssen. Alle übrigen der oben genannten Gattungen halte ich für selbständig berechtigt.

V. Charakteristik der Gruppen.

Bei der uniformen Ausbildung der Blüten und ihrer Organe — die Caudiculae der Antheren zeigen zwar eine beträchtliche Formenmannigfaltigkeit, aber keine Konstanz, — muß man unter sekundären Merkmalen, wie Zahl, Form, Farbe der Involukralblätter, Blütenboden, vegetative Entwicklung usw. nach solchen für eine Einteilung brauchbaren suchen. Diese zeigen aber in verschiedenen Verwandtschaftskreisen eine sehr verschiedene Konstanz; bei einigen bewegt sich die Zahl der Hüllblätter, Blüten und Köpfe innerhalb engerer Grenzen, bei anderen in sehr weiten. Es fehlt also für die Gattung an einem durchgreifenden Merkmal. Wo es sich um polymorphe Reihen handelt, werden diese leicht zu erkennen sein. Andererseits sind habituell besonders hervorstechende Typen an anderen Gruppen kaum anzuschließen, da ihre Verwandtschaft zu wenig sicher erscheint. Ich habe daher eine Anzahl von Arten, die Harvey und Sonder an andere Gruppen anschließen, als isoliert aufgeführt und eigene Gruppen daraus gebildet. Durch die hierdurch hervorgerufene größere Zersplitterung wird zwar zweifellos die Natürlichkeit der einzelnen Gruppen erhöht, sofern nur die nächsten Verwandten zusammengestellt werden, aber zugleich treten auch die Beziehungen derselben untereinander, welche vielfach bestehen, weniger deutlich hervor. Aus diesem Grunde war, da die zahlreichen Parallelentwicklungen in der bloß linearen Anordnung der Gruppen nicht zum Ausdruck gebracht werden können, ein Schema für den theoretischen Zusammenhang derselben notwendig.

Als Merkmale, die in den einzelnen Fällen Gruppen gut kennzeichnen, sind zu nennen Form, Farbe und relative Zahl der Hüllblätter, Blattform und Nervatur, Wuchs, Größe und Beschaffenheit der Achänen, Pappus, Blütenstand, Blütenboden, Blüten, Sexualität. Wie schon oben bemerkt, ist bald das eine, bald das andere oder mehrere dieser Merkmale in den Formenkreisen von annähernder Konstanz. Unter den Gruppen heben sich immerhin einige in sich geschlossenere und gegen die anderen schärfer begrenzte hervor. Es sind dies die in Ostafrika und Natal sehr formenreichen *Polylepidea,* die vorzüglich durch die auffallenden, größeren Köpfe mit vielblättrigem, strahlendem Involukrum, stets spitze Hüllblätter und zahlreiche kleine Blüten charakterisiert sind, die *Densiflora,* bemerkenswert durch den dichten Blütenstand, die stumpfen, wenigen, gelben Hüllblätter und die wenigen, oben stark verdickten oder federigen Pappusborsten; endlich die *Lepidorhiza* mit langgestielten Grundblättern, horizontalen, schuppigen Rhizomen und glockigen Köpfen mit glattem Blütenboden und spitzen Brakteen. Alle übrigen zeigen mehr oder weniger ausgesprochene Beziehungen zu einander und ihre Abgrenzung kann oft nur unbestimmt sein. Sie können dagegen zu mehreren nach ihrer Verwandtschaft vereinigt werden und in sich geschlossene Kreise bilden. So gehören die

Imbricata, Leptolepidea und *Praecincta* zu einem solchen Verwandtschaftskreise, der durch den haardünnen Pappus, die oft am Ende rötlich gefärbten Blüten usw. gekennzeichnet ist.

Ich will nun nicht weiter auf die Merkmale der einzelnen Gruppen eingehen, was in ausführlicher Weise in dem später erscheinenden speziellen Teil der Arbeit geschehen wird. Es sei nur hervorgehoben, daß sich die Systematik unserer Gattung auf die Kenntnis der Wertigkeit der Merkmale und die sich daraus ergebende Zusammenstellung der Arten zu natürlichen Gruppen beschränken muß. Was die von Harvey und Sonder gegebene Einteilung betrifft, so sind einige ihrer Gruppen fast unverändert bestehen geblieben, andere dagegen, wie die *Stoechadina*, die ein Konglomerat von Spezies der verschiedensten Verwandtschaft darstellten, habe ich aufgelöst oder in mehrere geteilt. Auch waren einzelne Arten wegen relativ geringer Differenzen des Blütenbodens getrennt in den Subgenera *Euhelichrysum* und *Lepicline* aufgeführt worden, oder andere wegen Nichtbeachtung des Involukrums in eine falsche Beziehung gebracht. Die weitere Teilung in 2 Subgenera, wie sie die genannten Autoren vornahmen, ist hingegen nicht anzunehmen, da sie weder systematischen Wert besitzt noch eine natürliche Gruppierung gestattet.

Entsprechend den Darlegungen des morphologischen Teiles sehe ich die Formen für die ältesten an, deren Hülle am wenigsten entwickelt ist. Unter den in Betracht kommenden Gruppen und Arten nehmen wieder die eine jüngere Stufe ein, deren Blütenstand eine Progression zeigt. Das Fehlen des Pappus ist eine sekundäre Erscheinung. Er ist bei den betreffenden Formen verloren gegangen, wie daraus hervorgeht, daß er bei den zunächst Verwandten noch in reduzierter Form vorhanden ist. Demgemäß müßte die Urform folgende Verhältnisse im Bau der Köpfe aufweisen:

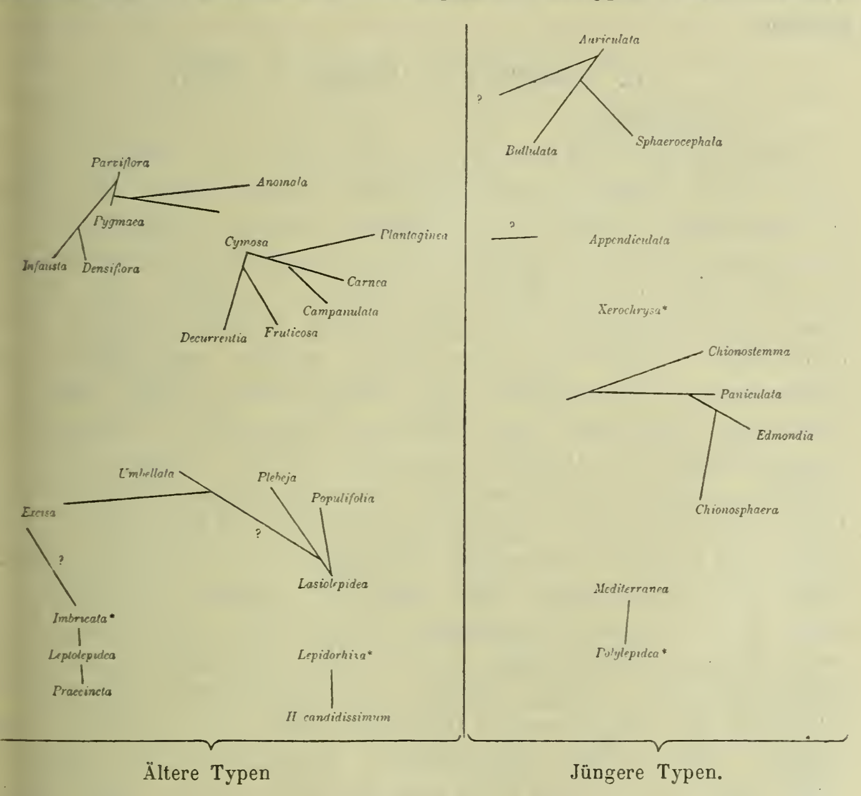
1. Einen cymösen Blütenstand mit gestreckten, nicht zusammengezogenen Achsen.
2. Eine zylindrische Brakteenachse, welche sich in einen kegelförmigen (spreublättrigen), aber nicht schuppigen Blütenboden fortsetzt.
3. Eine wenigblättrige Hülle mit in Reihen geordneten Schuppen.
4. Stets zwittrige Blüten mit wohlentwickeltem Pappus.
5. Einen gleichmäßig beblätterten Stengel, doch keine Blattrosetten.

Es ergibt sich, daß, wenn wir unter den bekannten Arten Umschau halten, bei keiner sich alle die geforderten Eigenschaften vereinigt finden. Am meisten nähern sich noch die *Parviflora*, unter ihnen *H. Zeyheri* Less., der Urform. Doch ist bei diesem schon der kegelförmige Blütenboden und der reine Hermaphroditismus verloren gegangen.

VI. Phylogenetische Verhältnisse.

Diese sind so kompliziert, daß eine eingehende Besprechung nicht an-
ängig ist und, auch bei eingehender Kenntnis der morphologischen Tat-
achen viele Fragen offen bleiben müssen. Das Wichtigste ist im Schema
kizziert. Im Kapland gibt es zahlreiche kleinere und größere Gruppen,
ie mit einander in Beziehung stehen. Es beherbergt auch zweifellos die
ltesten Typen. Daneben gibt es solche — durch Stern bezeichnete —,
ie isolierter dastehen und die nur durch Willkür mit anderen in Beziehung

bersicht der wichtigsten Beziehungen der Gruppen unter einander.



ebracht werden können. Man wird auch bemerken, daß die als jüngere
ypen bezeichneten mit den älteren keinen rechten Zusammenhang zeigen.
nsbesondere wäre es auch eine Hypothese, die schon isoliert dastehende
Polylepidea, die ich für die jüngsten Formen halte, von solchen älteren
es Kaplandes abzuleiten. Es fehlt absolut an morphologischen Überein-
timmungen, ausgenommen im Bau der Trichome, der aber bei allen Gna-
halieen gleich sein dürfte. Viel natürlicher erscheint es und wird auch
urch die morphologischen Beziehungen gerechtfertigt, die *Polylepidea* von

mediterranen Stammformen herzuleiten. Sie wären demnach von Nordosten her in das abyssinische und ostafrikanische Gebirgsland eingewandert und hätten in den regenreichen Gebirgen ihre heutige Form erhalten. Unter den älteren Typen im Bau der Köpfe lassen sich die *Lepidorhiza* ebenfalls nicht an afrikanische Gruppen anschließen. Ihr nächster Verwandter ist vielmehr das im Kaukasus endemische *H. candidissimum* DC. Auch diese könnten daher aus mediterranen Ländern von Nordosten her eingewandert sein und in den ihnen zusagenden zahlreichen Steppengebieten Afrikas ihren jetzigen Formenreichtum erhalten haben. Vor diesen Einwanderungen muß jedoch schon ein älterer Zweig unserer Gattung in Südafrika reich entwickelt gewesen sein. Zu diesem gehören auch jetzt noch die ältesten Formen.

VII. Verbreitung der Gattung in Afrika.

A. Allgemeines.

Während die verwandte Gattung *Gnaphalium* L. mehr im Norden Afrikas zur Entwicklung gekommen ist, hat unsere Gattung den größten Formenreichtum im Süden des Kontinentes erlangt. Allein zwei Drittel aller Arten fallen auf das parallel der Küste streichende Gebirgsland, das sich vom Kap bis nach Natal und Osttransvaal erstreckt. Ein weiteres starkes Entwicklungsareal liegt in den Gebirgen Ostafrikas, während weiter nach Norden der Reichtum an Arten schnell abnimmt. Am weitesten nach Norden gehen einige gemeine, weit verbreitete Arten. Diese finden sich sogar noch jenseits des Roten Meeres im Yemengebiet, so das auf den Gebirgen Abyssiniens, Ostafrikas, Kameruns und den Comoren gemeine *H. fruticosum* (Forsk.) Vatke und die vom südwestlichen Kapland an der Ostküste bis Abyssinien verbreiteten *H. foetidum* (L.) Cass. und *H. nudifolium* (L.) Less. var. *leiopodium* (DC.) Moeser. Letzteres ist in Ostafrika häufig, aber aus Abyssinien selbst noch nicht bekannt. Erheblich artenärmer ist der Westen des Kontinentes, mit Ausnahme des Südens und des extratropischen Südwestafrikas, wo ein kleines Entwicklungszentrum sich herausgebildet hat. In den Gebirgen und Gebirgssteppen Kameruns finden wir einige der gemeinen Arten Ostafrikas wieder, doch fast keine endemischen. Auch in den Steppengebieten Angolas treffen wir meist nur solche Spezies an, die uns schon teils aus Natal, teils aus Südwestafrika, teils aus Ostafrika bekannt sind.

Bei der Vorzüglichkeit der Verbreitungsmittel — die Achänen sind oft sehr klein und leicht (*Polylepidea*) — ist es verständlich, daß viele Arten ein relativ großes Areal einnehmen und besonders in den zusammenhängenden, der Ostküste parallel streichenden Gebirgen eine Wanderung von Norden nach Süden und umgekehrt möglich war. Ostafrika ist in dieser Hinsicht der Knotenpunkt vieler Areale. Bis hierhin haben sich noch Arten, die in Abyssinien ihre Hauptverbreitung haben, und solche

ie vom südwestlichen Kapland bis Transvaal oder vom extratropischen üdwestafrika und Südangola quer durch den Kontinent bis Transvaal und em Shirigebiet verbreitet sind, ausgedehnt.

Das Areal zahlreicher südafrikanischer Typen erstreckt sich vom süd- estlichen Kapland bis nach Natal, während andere mehr auf Südostafrika eschränkte Arten meist auch jenseits der Drakensberge in Transvaal sich iederfinden, selbst solche, deren Verbreitungsmittel mangelhaft sind, wie as pappuslose *H. inerme* Moeser. Verhältnismäßig wenige Arten erscheinen uf ein relativ kleines Gebiet beschränkt. Als solche abgeschlossene Areale ind zunächst die zu Afrika gerechneten Inseln zu nennen, die sämtlich inen starken Endemismus zeigen. Vielfach sind die Arten auch so stark erändert, daß ihr Anschluß an Gruppen oder Arten des Festlandes nicht öglich ist. Deutliche Beziehungen zu Südafrika zeigt unstreitig noch ladagaskar und die kleine Inselgruppe der Comoren, wo eine Anzahl Spezies tarke Beziehungen zu afrikanischen aufweisen. Folgende Angaben können einen Anspruch auf Vollständigkeit machen, da das Material aus Mada- askar noch recht dürftig ist. Mit den *Carnea*, speziell mit *H. rosum* Berg) Less. und *H. capitellatum* (Thbg.) Less. fand ich verwandt die adagassischen *H. fulvescens* DC., *H. triplinerve* DC., *H. Faradifani* Scott lliot, von den Comoren *H. cordifolium* DC. und *H. Humblotii* Klatt. Die inzige *Plantaginea*-Form auf Madagaskar ist *H. Plantago* DC., welche em *H. nudifolium* (L.) Less. ziemlich nahe steht. Auch die östlich von adagaskar liegende Insel Mauritius zeigt noch Beziehungen zu Natal und stgriqualand durch die Verwandtschaft ihrer endemischen Spezies *H. ulticaule* (Lam.) DC. und *H. cespitosum* (Lam.) DC. mit *H. Sutherlandi* arv. aus den Drakenbergen. Den ausgeprägtesten Endemismus besitzt ber das gegenüber dem Cap Guardafui liegende Socotra; von den 9 dort iftretenden Arten sind 7 endemisch, während 2 in Abyssinien häufige, *I. glumaceum* DC. und *H. Schimperi* (Sch. Bip.) Moeser auf die Insel bergreifen. Einen nicht minder ausgeprägten Endemismus zeigt auch adeira. Doch scheinen deren Arten eher mediterranen Ursprungs zu sein.

In Afrika selbst sind nur wenige Arten von beschränkter Verbreitung. ierzu gehören *H. sessile* DC. in den Sneeuwebergen, *H. ericoides* Pers. der Karroo, *H. marifolium* DC., *H. grandiflorum* (L.) Less., *H. rotundi- lium* (Thbg.) Less. im südwestlichen Kapland und einige Hochgebirgs- rmen Südostafrikas, wie *H. marginatum* DC. und *H. album* N. E. Br. u. a. uf das Kamerungebirge scheinen beschränkt zu sein *H. biafranum* Hook. f. id *H. Mannii* Hook. f. Auch in Ostafrika haben höhere Gebirgssysteme re eigenen Arten aufzuweisen. *H. Guilelmi* Engl., *H. Meyeri-Johannis* ngl., *H. argyranthum* O. Hoffm., *H. Volkensii* O. Hoffm. u. a. sind bisher ır vom Kilimandscharo bekannt. Auch das Seengebiet besitzt charakte- stische Typen, doch wird erst die Zukunft lehren, wie weit alle diese idemische Formen darstellen.

Die in weiter entlegenen Gebieten auftretenden Vertreter derselben Spezies sind entweder völlig identisch oder zeigen geringe Differenzen und sind dann als korrespondierende Formen derselben Art aufzufassen. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, daß solche Arten, die in Ostafrika, Südafrika und Angola oder Kamerun gleichzeitig vorkommen, nur korrespondierende Formen in Ostafrika und Südafrika erzeugen, dagegen nicht in Ostafrika und Angola oder Kamerun. So sind beispielsweise identisch in Ostafrika und Kamerun *H. foetidum* (L.) Cass., *H. odoratissimum* (L.) Less., *H. undatum* (Thbg.) Less., *H. fruticosum* (Forsk.) Vatke, während die südafrikanischen Formen Differenzen zeigen. Dies Verhalten erklärt sich wohl aus der Ähnlichkeit der Bedingungen in den waldreichen Gebirgen von Ostafrika und Kamerun im Gegensatze zu Südafrika, wo die Grasflächen und Steppen vorherrschen. Die Differenz der sich entsprechenden Formen oder Varietäten kann so weit gehen, daß sich korrespondierende Arten herausbilden. Solche sind z. B.

1. *H. auriculatum* (Thbg.) Less. (Südwestliches Kapland) — *H. panduratum* O. Hoffm. (Südangola, Ostafrika).
2. *H. glumaceum* DC. (Abyssinien, Kilimandscharogebiet) — *H. benguellense* Hiern var. *latifolium* S. Moore (Hereroland).
3. *H. Hochstetteri* Hook. f. (Abyssinien, Ostafrika, Kamerun) — *H. stenopterum* DC. (Natal, Transvaal).

Das merkwürdigerweise auch auf Madeira und in Portugal anzutreffende *H. foetidum* (L.) Cass. gleicht dort der südafrikanischen Form. Diese Vorkommnisse dürften aber sicher nur auf absichtliche oder unabsichtliche Verschleppung zurückzuführen sein.

Da der Charakter der Gattung im ganzen xerophil ist — die mehr hygrophilen Typen beschränken sich auf die Gebirgsformationen — fehlen Vertreter ganz in den hydromegathermen Gebieten, und ausgedehnter Urwald setzt ihrer Verbreitung eine wirksame Schranke entgegen. Dies dürfte auch der Grund sein, daß Westafrika, wo der Regenwald große Strecken bedeckt, so wenig eigene Typen aufzuweisen hat. Die tropischen Arten sind sämtlich Gebirgsbewohner oder doch solche der höher gelegenen Steppen. Sie treten in den Gebirgen meist erst um 2000 m auf und sind daher als mesotherm zu bezeichnen. Oberhalb des Gebirgsgürtelwaldes entwickelt sich aber erst ein größerer Artenreichtum, aus welchen sich dann Arten herausbilden konnten, die zum Aufstieg in die kalte (oligotherme) alpine Region befähigt wurden. Derartige oligotherme Typen finden sich namentlich auf dem Kilimandscharo mehrere und ebenso auf den Drakenbergen Natals. Sie sind stärker behaart als ihre in tieferen Regionen wachsenden Verwandten.

B. Vertikalverbreitung.

Die Vertikalverbreitung ist die denkbar größte. In allen Höhenlagen,

on den Dünen des Meeresstrandes bis zur Vegetationsgrenze des Hoch-
ebirges treffen wir Vertreter der Gattung an. Dabei ist das vertikale
real der einzelnen Spezies, namentlich in Natal, oft ziemlich ausgedehnt.
o steigen beispielsweise *H. umbraculigerum* Less. und *H. subglomeratum*
ess. von dem Sandsteingrasland des Pondolandes bis in die höheren Lagen
er Drakensberge auf, letzteres sogar bis zum Rücken derselben (ca. 3000 m).
benso finden sich einige gemeine Arten der Steppen in Ostafrika auf den
öher gelegenen Bergwiesen der Hochgebirge wieder. Solche Arten, deren
erbreitung bis zur Vegetationsgrenze geht, wie *H. Hoehnelii* Schweinf.,
I. Newii Oliv. et Hiern u. a. zeigen meist schon oberhalb des Gürtelwaldes
ine starke Entfaltung. Andere Spezies, wie die kletternden, bevorzugen
ie tieferen Lagen des Höhenwaldes (—2000 m), andere die Bergwiesen
esselben, indem sie über seine obere Grenze nicht hinausgehen. *H. Gui-
lmi* Engl. findet seine obere Grenze mit der des Waldes und ist bei
000 m und darunter am reichsten entwickelt. Charakteristisch für die
rasigen Felshänge der unteren Region von 400—2000 m ist besonders
as buschig wachsende *H. Kirkii* Oliv. u. Hiern mit seinen schwefelgelben
öpfen, für die Steppen am Fuße des Kilimandscharo und die Wiesen bis
200 m *H. glumaceum* DC., das auch in Abyssinien an entsprechenden
okalitäten sehr häufig ist.

C. Auftreten der Arten in den Formationen.

In der Strandvegetation treten als Bewohner der Dünen in Süd-
frika einige Zwergsträucher auf, die mit ihren Wurzeln den Sand weit
urchziehen. Im südwestlichen Kapland sind es *H. maritimum* (L.) Less.
nd *H. retortum* Willd. Eine Zierde steiniger Küsten bilden, besonders
uf Kalk, die *Paniculata*, unter ihnen vor allem *H. striatum* Thbg. und
I. recurvatum (L. f.) Thbg. Überhaupt spielen die *Helichrysa* in Süd-
frika auf grasig-steinigem Gelände eine große Rolle. Verlassen wir im
ondoland die Stranddünen, auf welchen kleine Büsche von *H. prae-
inctum* Klatt, *H. ericaefolium* Less. und *H. teretifolium* (L.) Less. auf-
illen, so treffen wir auf grasigen Triften und den Wiesen am Meer
uf *H. natalitium* DC. und die gesellig wachsenden *H. fulgidum* Willd.
ar. *monocephalum* DC., *H. simillimum* DC., *H. appendiculatum* (L.) Less.
nd *H. ascendens* (Thbg.) Less., welch letztere beiden noch bis zu 2000 m
die Berge aufsteigen. Aus den Gebüschen hinter den Strandwäldern
uchten die schönen, großen, goldgelben Köpfe von *H. decorum* DC. her-
or. Nicht minder reich an Arten ist das höher gelegene Grasland (um
00—500 m), wo sich auf einer Unterlage von Sandstein oder Schiefer
. chionosphaerum DC. var. *Randii* (S. Moore) Moeser, *H. scapiforme*
oeser, *H. adenocarpum* DC., *H. squamosum* Thbg., *H. acutatum* DC.,
. umbraculigerum Less. und *H. subglomeratum* Less. mit Vorliebe an-
edeln. Diese Arten begleiten uns zum Teil noch in das höhere Bergland.

Dort treffen wir auch bis zum Rücken der Drakenberge an das dem *H. abyssinicum* Sch. Bip. entsprechende *H. splendidum* (Thbg.) Less., ferner *H. Sutherlandi* Harv. und *H. trilineatum* DC. Grasige, steinige Plätze, kahle, steinige Hügel besiedelte überall bis gegen 2000 m das schöne *H. adenocarpum* DC. Die Felsritzen bis in die höchste Region bekleiden die hübschen Rosetten von *H. album* N. E. Br. mit ihren einzelnen, schneeweißen, braunrot gesprenkelten Köpfen und von *H. marginatum* DC. mit ganz weißen Involukren. Auf sumpfigem, morastigem Grunde, sowie auf steinigen Hängen wiegen sich die zierlichen Stengel von *H. inerme* Moeser, dessen Blütenstand schirmartig ist. Ebenda, doch mehr im Gebüsch, sind die fast rankenden *H. stenopterum* DC. und *H. serpyllifolium* (Berg.) Less. anzutreffen.

Sehr charakteristisch für die Grasfluren auf steinigem Boden, wie sie in Transvaal entwickelt sind, ist das dicht dem Boden anliegende, zweigwurzelnde, über und über mit weißlich-roten oder schneeweißen Köpfen bedeckte *H. caespititium* Sond. In der steinigen Buschsteppe Transvaals wachsen auch noch solche Typen, die im extratropischen Südwestafrika und in Südangola ausschließlich sandige, oft auch mit Steinen bedeckte, wüste Plätze bewohnen und zu den xerophilsten zu rechnen sind. Es sind dies die *Leptolepidea*. Eine von diesen kommt in Südangola, wo sie Welwitsch zuerst entdeckte, in Gesellschaft der *Tumboa Bainesii* vor (*H. roseo-niveum* Marloth u. O. Hoffm.). Ebenso ausgeprägt xerophil sind die verwandten *Imbricata* im südwestlichen Kapland und Klein-Namaland. Auch sie bevorzugen sandige Flächen. Sandige, steinige Stellen werden öfter auch ganz überwuchert von den aromatischen Sträuchern des *H. Kraussii* Sch. Bip., welches namentlich an der Delagoabay gestrüppartig die Höhen am Meere überzieht. Im südwestlichen Kapland ist es das verwandte *H. niveum* (L.) Less., das in gleicher Weise tonangebend hervortritt. Dagegen scheinen die ebenfalls aromatischen Sträucher und Halbsträucher der *Glumacea* das kompakte, weniger verwitterte Granitgebirge den rein sandigen Formationen vorzuziehen.

Typisch für die echte Grassteppe auf steinigem Lehmboden sowohl der Tropen wie der Subtropen sind die *Lepidorhiza*. Charakteristisch ist auch für sie, daß die Blatt- und Stengelreste der früheren Generation fast immer verkohlt sind. Nach dem Steppenbrande werden in kurzer Zeit von dem dicken Wurzelstock blühende Stengel getrieben, die bei einigen nur reduzierte Blätter in Form von Schuppen tragen und deren Vegetationspunkt vorher durch dachziegelig sich deckende Niederblätter geschützt war.

Von hygrophilen Formationen sind zu nennen die der humosen Bachufer, wo sich gern *H. declinatum* (L. f.) Less. und speziell in Transvaal und Natal *H. Cooperi* Harv., *H. Mundtii* DC. und *H. fulvum* N. E. Br. ansiedeln. Feuchte, überhängende Felsen überzieht häufig das in

Südwestafrika und vom Kap bis Transvaal verbreitete und einer zarten *Stellaria* gleichende *H. capillaceum* (Thbg.) Less.

In Ostafrika beschränken sich die Vertreter unserer Gattung fast nur auf die Hochgebirgsformationen und treten an besonnten Stellen scharenweise auf, so daß sie einen wesentlichen Bestandteil der Formationen ausmachen und durch ihre bunten, papierartigen Köpfe dem Bilde der Landschaft einen charakteristischen Zug verleihen. In der kurz begrasten, sonnig-trockenen Bergsteppe mit flacher Humusschicht oder auf Lava treten bis 1800 m häufig auf die architektonischen Stauden von *H. nudifolium* (L.) Less. var. *leiopodium* (DC.) Moeser und *H. undatum* (Thbg.) Less., seltener *H. alismatifolium* Moeser und *H. albiflorum* Moeser (Seengebiet) und *H. plantaginifolium* C. H. Wright (Nyassaland). Im Heidemoor finden sich in gleicher Höhe *H. brunioides* Moeser und *H. ellipticifolium* Moeser. Um 400—1500 m bildet die Zierden felsiger Grashalden und Berghänge das buschig wachsende *H. Kirkii* Oliv. et Hiern mit seinen zahlreichen gelben, ziemlich großen Köpfen. Die lichten Gebüsche sowie die Adlerfarnformation beherrschen völlig vom Kulturland bis gegen 3000 m das massenhaft auftretende *H. foetidum* (L.) Cass., *H. setosum* Harv. und *H. Hochstetteri* Hook. f. In den Gebüschen des unteren immergrünen Regenwaldes sieht man auch häufig an lichten Stellen in der Höhe von 1200—1900 m die kletternden *H. Schimperi* (Sch. Bip.) Moeser, *H. sarmentosum* O. Hoffm. und *H. maranguense* O. Hoffm. ihre zahlreichen kleinen Küpfe zum Licht emportragen. An Sumpf- und Quellbächen, an moorigen Stellen siedeln sich besonders gern an *H. helothamnus* Moeser, *H. formosissimum* Sch. Bip. und *H. sulfureo-fuscum* Baker. Sehr reichhaltig sind aber erst die oberen Bergwiesen und Waldlichtungen, wobei sich der Drang nach dem Lichte dokumentiert. Hier bilden einen tonangebenden Bestandteil der Wiesen namentlich *H. Kilimanjari* Oliv. et Hiern, *H. abyssinicum* Sch. Bip., *H. Engleri* O. Hoffm., *H. odoratissimum* (L.) Less. und *H. Hochstetteri* Hook. f. Die oberhalb des geschlossenen Waldes sich ausdehnenden alpinen Matten bergen neben den genannten Arten auch schon solche, deren Areal bis in die alpine Region oder sogar bis zur Vegetationsgrenze reicht, und es ist bemerkenswert, daß viele in tieferer Lage an feuchten Orten, in Sümpfen usw. wachsende Arten, in der subalpinen und alpinen Region sich vielfach auf Lava und Felsen wiederfinden. In die oberhalb des Bergwaldes entwickelte charakteristische Region der alpinen Sträucher dringen ein *H. formosissimum* Sch. Bip., *H. nandense* S. Moore, *H. Mildbraedii* Moeser, *H. Lentii* Vlks. et O. Hoffm., *H. Newii* Oliv. et Hiern, *H. Hoehnelii* Schwf. In Abyssinien ist es das dornige, kurzstrauchige *H. citrispinum* Del., das öfter ganze Flächen in dieser Region bedeckt und Bestände bildet.

In noch größeren Höhen nehmen die beblätterten Stauden immer mehr ab, nur die Zwergbüsche von *H. Hoehnelii* Schwf. und *H. Newii* Oliv. et

Hiern begleiten uns mit anderen wenigen Blütenpflanzen bis zur Vegetationsgrenze bei 4800 m, indem sie immer kleiner werden und sich schutzsuchend unter die Steine ducken. Fast so hoch kommt auch noch *H. Meyeri Johannis* Engl. (ca. 4500 m) und *H. abyssinicum* Sch. Bip. (4200 m).

Eine großartige, auffallende Formation stellen die feuchten, oft sumpfigen, moosbedeckten, mattenartigen Hochplateaus des Ruwenzori um 3300—4000 m dar. Hier spielt neben hochstämmigen Lobelien und *Senecio Johnstoni* das mannshohe Büsche bildende *H. Stuhlmanni* O. Hffm. mit seinen lederigen, an *Ledum* erinnernden Blättern eine hervorragende Rolle.

Im westafrikanischen Wald treten die *Helichrysa* weit weniger hervor, sowohl hinsichtlich der Arten- wie des Individuenreichtums. Häufiger sind nur die uns schon aus Ostafrika und Abyssinien bekannten *H. foetidum* (L.) Cass., *H. fruticosum* (Forsk.) Vatke und *H. Hochstetteri* Hook. f. Die wenigen eigenen Formen, die Westafrika erzeugt zu haben scheint, fallen weniger in die Augen.

D. Einreihung charakteristischer Arten und Gruppen in die Gebiete.

Die Hauptentwicklung unserer Gattung hat sich in Ost- und Südafrika vollzogen. Im Westen des Kontinents liegt dagegen nördlich des Ambolandes kein größeres Entwicklungsareal. Da die gemeinen Arten fast regelmäßig weit über das eigentliche Entwicklungszentrum ihrer Verwandten hinausgehen, so sind die Areale in Südafrika, wo die reichste Artbildung und Spaltung in höhere systematische Einheiten stattgefunden hat, etwas verwischt, immerhin aber bei größeren Gruppen gut zu erkennen. Solche Formenkreise, die ein großes Areal einnehmen, dessen Grenzen durch eine oder einige weit verbreitete gemeine Arten bestimmt wird, besitzen gewöhnlich weit entfernt von den eigentlichen Entwicklungszentren schärfer charakterisierte Arten, deren Heimat innerhalb des Areals der weit verbreiteten Spezies liegt oder sich an dasselbe anschließt. Dehnt sich das Areal solcher Gruppen von Ost- bis Westafrika aus, so ist der Ausgangspunkt der Verbreitung immer im Osten zu suchen, während die in Rede stehenden mehr isolierten Typen dem Westen angehören. In diesem Sinne dürften die wenigen Typen, die Westafrika vor dem Osten und Süden voraus hat, zu deuten sein. Einige Beispiele seien angeführt. Die *Glomerata* haben mit 4 Arten ein Zentrum in Natal (eine in Ostafrika). Die gemeinste von ihnen, *H. subglomeratum* Less., findet sich auf Sand, und zwar häufig, im Kunene-Kubangoland (Südangola) wieder. Die einzige verwandte Art der genannten in der westafrikanischen Waldprovinz, *H. leimanthium* Klatt, wächst auf Wiesen im nördlichen Angola (Malange). Das gleiche Verhalten tritt bei größeren Gruppen noch schärfer hervor, wie aus

folgenden Tabellen hervorgeht. Als Beispiele sind die *Plantaginea* und *Lepidorhiza* gewählt, deren Vertreter zumeist in der echten Grassteppe wachsen und daher eine weitere Verbreitung erlangt haben. Die Zahlen in der ersten Tabelle bedeuten die Anzahl der Fundorte.

Außer den aufgeführten Arten besitzt die guineensische Waldprovinz nur noch im Kamerungebirge eigene Formen. Es sind *H. Mannii* Hook. f., das um 3000 m häufig ist und etwa *H. Guilelmi* Engl. vom Kilimandscharo entspricht, *H. biafranum* Hook. f. und *H. foetidum* (L.) Cass. var. *giganteum* Moeser.

Verbreitung der Lepidorhiza in Afrika.

	Ostafrika					Westafrika			
	Südostafrik. Küstenland	Oberes u. mittleres Limpopogeb.	Sambesizone	Seenzone	Ussangu-steppe	Kunene-Kubangoland	Lunda-Kassai-Katangazone	Kongozone	Oberguinea-zone
H. Mechovianum	.	.	.	.	.	3	2	.	.
H. congolanum	.	.	.	.	.	1	1	1	1
H. geminatum	.	.	.	.	.	.	1	.	.
H. ceres	.	.	.	2	.	.	.	.	.
H. Schlechteri	1	1	.	.	.	.	.	.	.
H. lepidorhizum	.	.	.	.	1	.	.	.	.
H. Galpini	.	1	.	.	.	.	.	.	.
H. acutatum	4	2	.	.	.	.	.	.	.
H. zombense	.	.	1	.	.	.	.	.	.
H. lanatum	.	2	.	.	.	.	.	.	.
H. oreophilum	3	3	.	.	.	.	.	.	.
H. stramineum	.	.	.	.	.	1	.	.	.
	Ostafrikanische Steppenprovinz						Guineensische Waldprovinz		

Wir wenden uns nun zur nordostafrikanischen Hochland- und Steppenprovinz. Hier tritt uns ein eigenartiges Gebiet im abyssinischen und Gallahochland entgegen. Sind in diesem auch schon einige Arten, die uns in Ostafrika wieder begegnen, reich entwickelt, so finden sich doch sehr bemerkenswerte und sonst nicht wieder auftretende Typen, wie die dornige *H. citrispinum* Del. und *H. horridum* Sch. Bip., während *H. Quartinianum* A. Rich. eine nahe Verwandte, *H. Antunesii* Vlks. et O. Hoffm., im Kunene-Kubangoland (Südangola) besitzt. Noch selbständiger ist die Unterprovinz von Socotra, die keine den genannten ähnliche Spezies aufweist. Von den 9 dort wachsenden Arten sind 7 endemisch.

Eins der größten und großartigsten Entwicklungsgebiete liegt in der ostafrikanischen und südafrikanischen Steppenprovinz in den

Hochgebirgen Ostafrikas. Sein Charakteristikum ist sowohl der Reichtum an Arten aus verschiedener Verwandtschaft, als das Vorkommen sehr nahe verwandter und polymorpher Arten. In diesem Gebiete sind wieder einige kleinere, selbständige zu unterscheiden:

1. Kilimandscharozone. Diese Zone ist eine der reichsten. Auf relativ kleinen Raum hat sich eine ganze Fülle von eigenen Formen herausgebildet. Daneben treten auch solche schon aus Abyssinien bekannte auf. Von besonderen Arten sind aus diesem Gebiete bisher bekannt geworden: *H. Engleri* O. Hoffm., *H. sarmentosum* O. Hoffm., *H. Uhligii* Moeser, *H. Vol-*

Verbreitung der Plantaginea in Afrika.

	Südwestl. Kapland	Südafrikanisches Küstenland	Südostafrikanisches Küstenland	Limpopogebiet	Maschonaland	Sofala-Gasaland	Shirigebiet	Nyassaland	Seengebiet	Usambara	Kilimandscharo	Abyssinien	Yemengebiet	Kunene-Kubangeland	Land des Niam-Niam	Lunda-Kassai-Katanga-Zone
H. latifolium	.	.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
H. griseum	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. pedunculare	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. undatum	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.
H. allioides	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. coriaceum	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. nudifolium	+	+	+	+	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.	.	+
H. plantaginifolium	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
H. miconiaefolium	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. Krebsianum	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. subulifolium	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. Thorbeckei	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. albiflorum	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
H. alismatifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
H. relatum	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
H. calocephalum	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. amoenum	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H. gerberaefolium	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+
H. Thapsus	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Ostafrikanische Steppenprovinz — Guineen[…] Waldpr[…]

kensii O. Hoffm., *H. Guilelmi* Engl., *H. Meyeri Johannis* Engl., *H. Hochnelii* Schwf. und *H. argyranthum* O. Hoffm. Als noch reichhaltiger an eigenen Formen hat sich nach den neuesten Funden die zentralafrikanische Seenzone herausgestellt. Auch hier wächst wie im abyssinischen Hochgebirge und auf dem Kilimandscharo in der alpinen Region bis zur Vegetationsgrenze *H. Newii* Oliv. et Hiern, auf Lavafeldern, in Sümpfen usw. das nördlich bereits im Massaihochland verbreitete *H. nandense* S. Moore.

Im übrigen treten aber ganz neue Formen auf. Unter den *Polylepidea* *H. Mildbraedii* Moeser und *H. ellipticifolium* Moeser; von *Plantaginea*-Formen *H. alismatifolium* Moeser, *H. velatum* Moeser und *H. albiflorum* Moeser; ferner *H. longiramum* Moeser, *H. helothamnus* Moeser, *H. leptothamnus* Moeser, *H. helvolum* Moeser, das schon durch Stuhlmann bekannt gewordene *H. Stuhlmanni* O. Hoffm. und seine Varietäten, sowie *H. ceres* S. Moore und als bemerkenswerteste Typen *H. brunioides* Moeser und *H. Keilii* Moeser.

Kilimandscharo- und Seenzone sind das eigentliche Entwicklungsgebiet der *Polylepidea*. Zur Seenzone steht wieder in engerer Beziehung, was die Verwandtschaft betrifft, das Nyassaland. Im nördlichen Nyassahochland begegnen uns *H. densiflorum* Oliv., das mit *H. Keilii* Moeser, *H. Goetzeanum* O. Hoffm., das mit *H. Mildbraedii* verwandt ist, sowie *H. abietinum* O. Hoffm. und *H. tillandsiifolium* O. Hoffm., welche dem *H. longiramum* Moeser aus der Seenzone nahe stehen, während das westliche und südliche Nyassaland bereits durch *H. chrysophorum* S. Moore, *H. bullatum* S. Moore, *H. syncephalum* Baker und *H. Lastii* Engl. Anklänge an die Sambesizone zeigt. In dieser kommt das Shirigebiet in Betracht. Dieses selbst zeigt keine Besonderheiten, es kann aber wohl als Brücke zwischen Südostafrika nebst Transvaal einerseits und dem Nyassaland und der Seenzone andererseits betrachtet werden, da sowohl einige Spezies durch diese Zonen verbreitet sind (vgl. Tabelle II *H. latifolium* [Thbg.] Less.) als auch Verwandte der in der Seenzone und dem Nyassaland auftretenden Endemismen in Südostafrika vorhanden sind (*H. umbraculigerum* Less. in Natal und Transvaal — *H. densiflorum* Oliv. im Nyassaland — *H. Keilii* Moeser in der Seenzone).

Mit dem Eintreten in das Limpopogebiet setzt der für Südafrika bezeichnende Polymorphismus nicht nur einzelne Arten, sondern ganzer Formenkreise ein. Dieses Gebiet steht in bezug auf unsere Gattung zu Südostafrika in sehr enger Beziehung, doch machen sich auch schwache Anklänge des oberen Olifantriverbezirkes an das südliche Nyassaland geltend (*H. bullulatum* S. Moore — *H. homilochrysum* S. Moore). Die für Natal und Transvaal bezeichnenden, zum Teil polymorphen Formenkreise sind die mit den *Formosissima* in Ostafrika verwandten *Elegantissima*, welche westlich über Uitenhage nicht hinausgehen und mehrere sehr schöne hochalpine Arten hervorgebracht haben, ferner die sehr polymorphen *Appendiculata*, die *Chionosphaera* und die an die *Densiflora* erinnernden *Infausta*. Neben den genannten sind aber zahlreiche Arten dort zu finden, deren Areal über das ganze südafrikanische Küstenland vom Kap bis Natal reicht.

Das südostafrikanische Küstenland geht westlich von Uitenhage in das südafrikanische Küstenland über. Dieses wird sowohl vom Kap wie von Natal her von zahlreichen Arten überflutet, doch scheinen sich nur

die *Paniculata* in ihm entwickelt zu haben. Außerdem hat hier sein Areal *H. xerochrysum* DC. (bei Somerset-East) und bei Uitenhage *H. pentzoides* Less. Das südwestliche Kapland ist dagegen ein Entwicklungszentrum ersten Ranges. Doch beschränken sich nur die selteneren Arten auf das ihm zugeschriebene Gebiet, während die meisten teils in das Klein-Namaland, teils in die Karroo und das Karroidplateau ausstrahlen, viele jedoch ihr Areal bis nach Natal im süd- und südostafrikanischen Küstenland ausdehnen. Immerhin ist eine ganze Anzahl von Arten bisher nur aus dem südwestlichen Kapland bekannt geworden. Zu dieser zählen 4 Arten der *Sphaerocephala*, die nur in der Umgebung von Kapstadt wachsen, nämlich *H. rotundifolium* (Thbg.) Less., *H. crassifolium* (L.) Less., *H. grandiflorum* (L.) Less., *H. fruticans* (L.) Less., sowie *H. rutilans* (L.) Less., *H. tricostatum* (Thbg.) Less. und *H. niveum* (L.) Less. Bezeichnend für dieses Gebiet ist außerdem die kleine Gruppe der *Lasiolepidea* und die *Imbricata*. Letztere dringen jedoch in Klein-Namaland ein. Im nördlichen Klein-Namaland ist im Gebiete des unteren Oranje *H. gariepinum* DC. sehr verbreitet, eine hübsche Pflanze, die zu den *Leptolepidea* gehört. Diese zu den xerophilsten gehörige Gruppe ist im extratropischen Südwestafrika, namentlich im Herero- und Damaraland, auf sterilem Sand- und Lateritboden in zahlreichen Arten vertreten. Sie bereiten dem Systematiker wegen ihres außerordentlichen Polymorphismus erhebliche Schwierigkeiten. Sie entsenden auch bis ins Kunene-Kubangoland einzelne Vertreter. Auch scheinen die gemeinen Arten dieser Gruppe sich östlich durch den Kontinent zu verbreiten, da sie sich im Maschonaland, in Transvaal und an der Delagoabay wiederfinden. Beispiele hierfür sind *H. cerastioides* DC., *H. argyrosphaerum* DC. und *H. leptolepis* DC. Merkwürdig arm an Spezies ist das Karroidplateau. Es sind dort zwar einige Arten des südwestlichen Kaplandes anzutreffen, doch scheinen neue Formen nicht vorhanden zu sein. Die ebenfalls zum zentralen Kapland gerechnete Karroo beherbergt dagegen einige sehr charakteristische Typen. Von ihnen scheinen sich *H. Lambertianum* DC., *H. excisum* (Thbg.) Less. und die merkwürdigste aller Arten, *H. ericoides* Pers., so ziemlich in den Grenzen dieses Gebietes zu halten. Allen dort noch gedeihenden Arten aber hat die besondere ökologische Eigenart der Karroo ihren Stempel aufgedrückt.

Übersicht über die Gruppen der afrikanischen Helichrysum-Arten.

A. Blütenboden mit Spreublättern. . . . . Subg. *Lysiolepis* Bolus

B. Blütenboden spreublattlos . . . . Subg. *Holohelichrysum* Moeser

1. Pflanzen mit langgestielten Rosettenblättern.

  α. Blütenboden mit langen, rotbraunen Fimbrillen . . *Plantaginea* DC.

  β. Blütenboden ganz glatt oder etwas höckerig . . . *Lepidorhiza* Moeser

b. Blätter, wenn rosettig, am Grunde nur verschmälert, nicht lang gestielt.
- α. Blätter, wenigstens die unteren, völlig am Stengel herablaufend.
  - I. Köpfe groß, vielblütig, homogam. Pappus am Grunde in einen Ring verbunden. . . . . *Xerochrysa* Moeser
  - II. Köpfe klein, sehr zahlreich.
    - 1. Blüten höchstens 12, Hüllblätter wenige, die inneren am längsten . . . . *Decurrentia* Moeser
    - 2. Blüten bis 50, innere Hüllblätter deutlich kürzer werdend . . . . *Biafrana* Moeser
- β. Blätter nicht herablaufend.
  - I. Achänen lang seidenhaarig . . . . *Sericocarpon* Moeser
  - II. Achänen kahl oder papillös oder drüsig, selten steifhaarig.
    - 1. Pappusborsten wenige, entweder $1/2$ so lang wie die Blütenröhre oder an der Spitze stark verdickt oder federig, am Grunde sehr dünn, oder völlig fehlend. Achänen nicht drüsig.
      - * Pappus stets vorhanden . . . . *Densiflora* Moeser
      - ** Pappus stets fehlend.
        - † Blüten 3—5, Infloreszenz ± zusammengezogen . . . . *Infausta* Moeser
        - †† Blüten über 20, Infloreszenz sehr locker *Anomala* Moeser
    - 2. Pappusborsten ∞, oder, wenn wenige, die Achänen meist drüsig.
      - * Köpfe klein, homogame und heterogame auf derselben Pflanze.
        - † Köpfe in sehr lockeren Corymben, Hülle stets deutlich imbrikat.
          - □ Hochblätter des Blütenstandes alle blattartig . . . . *Imbricata* Harv.
          - □□ Hochblätter sehr klein schuppenförmig.
            - ○ Brakteen gelb oder bräunlich.
              - △ Köpfe kreiselförmig . . . . . *Pumila* Moeser
              - △△ Köpfe eiförmig oder zylindrisch *Parviflora* Moeser, *Cymosa* Moeser
            - ○○ Brakteen weiß . . . . *Taxostiche* DC.
        - †† Köpfe in sehr dichten, schirmartigen Corymben, Hülle nicht imbrikat . . . . . *Scandentia* Moeser
      - ** Köpfe klein, homogam oder heterogam, aber am Grunde nicht von grünen Blättern umhüllt. Involukrum stets imbrikat.
        - † Blüten eines Kopfes stets alle zwittrig.
          - □ Pflanzen dornig . . . . *Spinosa* Moeser
          - □□ Pflanzen ohne Dornen.
            - ○ Blätter groß, flach, herzeiförmig, spitz, mit geflügeltem Blattstiel . *Populifolia* Moeser
            - ○○ Blätter klein, spatelförmig, sehr stumpf . . . . *Excisa* Moeser
            - ○○○ Blätter am Grunde wenig verschmälert, länglich-elliptisch bis linealisch *Umbellata* Moeser

†† Randblüten stets weiblich.

□ ♀ Blüten viel mehr in einem Kopfe als zwittrige, Köpfe zylindrisch . . . *Fruticosa* Moeser

□□ ♀ Blüten in einer Reihe am Rande, Köpfe glockig oder kreiselförmig.

○ Blütenboden ganz glatt . . . . . *Lasiolepidea* Moeser

○○ Blütenboden mit ± deutlichen Wucherungen.

△ Alle Blüten oben glockig erweitert mit großen Zipfeln.

× Hülle außen wie oft die oberen Blätter abstehend zottig, Schuppen des Blütenbodens bleich . . . . . . *Plebeja* Moeser

×× Hülle außen meist nur etwas locker wollig, Schuppen des Blütenbodens rotbraun . . *Campanulata* Moeser

△△ ♀ Blüten engröhrig mit undeutlichen Zipfeln.

× Brakteen meist fleischfarbig, gelblich oder bleich bis bräunlich, aber nicht goldgelb . . . . *Carnea* Moeser

×× Brakteen, wenigstens die inneren an der Spitze, goldgelb . . . . *Chrysantha* Moeser

††† Köpfe klein bis mittelgroß, am Grunde von grünen Blättern umhüllt oder auf sehr kurzen beblätterten Seitenzweigen scheintraubig.

□ Pflanzen sehr zart, einjährig . . . . *Annua* Moeser

□□ Pflanzen ausdauernd.

○ Blätter linealisch mit gerollten Rändern, Köpfe meist gedrängt, 10-blütig, homogam . . . . *Praecincta* Moeser

○○ Blätter flach, nicht gerollt, Köpfe 10—30-blütig . . . . *Leptolepidea* Moeser

†††† Köpfe klein bis mittelgroß, am Grunde nicht von grünen Blättern umhüllt, meist mit weißen oder gelblich bis bräunlichen und dann durchscheinenden Brakteen, die meist stumpf sind. Sehr selten heterogam.

□ Blätter am Grunde nicht oder wenig verschmälert, nie geöhrt.

○ Grundachse kriechend und kurze Blattbüschel und Blütenstengel treibend. Pappus am Grunde völlig frei . . . . *Chionosphaera* Moeser

○○ Grundachse nicht horizontal, Stengel hoch.

△ Sträucher mit meist linealischen, starren Blättern . . . . *Paniculata* Harv.

△△ Krautige Stauden.

× Pappusborsten am Grunde völlig in einen Ring verschmolzen . . . . *Quartiniana* Moeser

×× Pappusborsten frei oder nur locker zusammenhängend.

§ Stauden mit meist deutlich hervortretender Blattrosette, Br. sehr selten weiß, innere derselben nur wenig kürzer werdend . . . . *Appendiculata* Moeser

§§ Brakteen meist sehr stumpf, oft kraus, an den größeren Köpfen deutlich nach innen kürzer werdend, weiß oder weißlich . . . . . *Sphaerocephala* DC.

□□ Blätter stielförmig verschmälert oder geöhrt.

○ Brakteen deutlich imbrikat, meist schneeweiß, nicht durchscheinend, Pappus am Grunde ± verbunden. Blätter meist geöhrt . . . . . . *Auriculata* Moeser

○○ Blätter gestielt oder stark verschmälert, nicht geöhrt. Brakteen undeutlich imbrikat, hellbräunlich, durchscheinend. . . . . *Bullulata* Moeser

††††† Köpfe mittelgroß bis groß mit weißen, rötlichen, gelben oder grünen Hüllblättern, meist heterogam. Hülle stets imbrikat.

□ Hüllblätter sehr spitz, die innersten kaum verkürzt. Pappusborsten sehr ∞, sehr dünn und am Grunde völlig in einen Ring verbunden . . . . *Xeranthemoidea* DC.

□□ Innere Brakteen viel kürzer als die mittleren.

○ Alle Hüllblätter stets spitz, Pappusborsten nicht zahlreich, der Mehrzahl nach frei . . . . *Polylepidea* Moeser

○○ Innere Hüllblätter stumpf, Pappusborsten ∞, die meisten verschmolzen.

△ Blätter groß, flach, weißwollig *Chionostemma* DC.

△△ Blätter kahl, linealisch mit umgerollten Rändern, die oberen dem Stengel angepreßt . . . *Edmondia* DC.